

SÉRIE A, N° 4093
N° D'ORDRE : 4944

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Anna FAVARD née SEMENOF

Première thèse. — CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT DES « DROSERA ».

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 21 juin 1963 devant la Commission d'examen.

MM. EICHHORN	<i>Président.</i>
BUVAT	} <i>Examineurs.</i>
GENEVÈS	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1963

SÉRIE A, N° 4093
N° D'ORDRE : 4944

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Anna FAVARD née SEMENOF

Première thèse. — CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT DES « DROSERAS ».

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 21 juin 1963 devant la Commission d'examen.

MM. EICHHORN	<i>Président.</i>
BUVAT	} <i>Examineurs.</i>
GENEVÈS	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1963



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. ZAMANSKY.

PROFESSEURS

G. JULIA.....	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	FELDMANN.....	T Biol. végétale marine.
PRENANT.....	T Anat. et Histol. comp.	GUINIER.....	T Phys. des solides (Orsay).
GRASSÉ.....	T Evol. des êtres organisés.	JOST.....	T Physiologie comparée.
PRÉVOST.....	T Chimie organique.	FORTET.....	T Calcul des probabilités et physique mathémat.
WYART.....	T Minéral. et Cristall.	SCHARTZ.....	T Calcul diff. et intég.
TEISSIER.....	T Zoologie.	CHOUARD.....	T Physiologie végétale.
MANGENOT.....	T Biologie végét. (Orsay).	MALAVARD.....	T Aviation (technique aéro-nautique).
AUGER.....	T Physique quant. et relat.	BRELOT.....	T Calcul diff. et intég.
MONNIER.....	T Physiologie générale.	NORMANT.....	T Chimie organique.
PIVETEAU.....	T Paléontologie.	BÉNARD.....	T Chimie minérale.
ROCARD.....	T Physique (E. N. S.).	BUVAT.....	T Botanique (E. N. S.).
CARTAN.....	T Mathématiques (E. N. S.).	DUGUÉ.....	T Statistiques mathémat.
LAFFITTE.....	T Chimie générale.	SOULAIRAC.....	T Psychophysiologie.
FAVARD.....	T Géométrie supérieure.	ULRICH.....	T Physiologie végétale.
COULOMB.....	T Physique du Globe.	MARÉCHAL.....	T Optique théor. et appl.
M ^{lle} COUSIN.....	T Biol. anim. (S. P. C. N.).	KIRRMANN.....	T Théories chimiques.
CHRÉTIEN.....	T Chimie minérale.	CHADEFAUD.....	T Botanique.
DRACH.....	T Zoologie.	M ^{lle} LE BRETON.....	T Physiol. de la nutrit.
KASTLER.....	T Physique (E. N. S.).	SALEM.....	T Mathématiques générales.
EPHRUSSI.....	T Génétique.	LELONG.....	T Application de l'analyse à la géométrie.
RIVIÈRE.....	T Géologie (S. P. C. N.) et sédimentation.	DEVILLERS.....	T Anat. et histol. comp.
GAUTHERET.....	T Biologie vég. (P. C. B.).	EHRESMANN.....	T Topologie algébrique.
LUCAS R.....	T Recherches physiques.	FRANÇON.....	T Physique (S. P. C. N.).
THOMAS A.....	T Biologie cellulaire.	GLANGEAUD.....	T Géogr. phys. et géol. dyn.
ARNULF.....	T Optique appliquée.	GODEMENT.....	T Mathémat. (M. P. C.).
MORAND.....	T Enseign. de physique.	PISOT.....	T Tech. mathém. de la phys.
SOLEILLET.....	T Physique (P. C. B.).	ROCH.....	T Géologie.
FORTIER.....	T Mécan. exp. des fluides.	SCHATZMAN.....	T Astrophysique.
DANJON.....	T Astronomie.	TERMIER.....	T Paléontol. stratigraph.
PETIT.....	T Biologie maritime.	ZAMANSKY.....	T Mathématiques générales.
QUENEY.....	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	LENNUIER.....	T Physique (M. G. P.).
GALLIEN.....	T Embryologie.	RIZET.....	T Génétique.
EICHHORN.....	T Botanique.	ROUTHIER.....	T Géologie appliquée.
DE CUGNAC.....	T Biologie vég. (S. P. C. N.).	M ^{me} TONNELAT.....	T Physique théorique.
M ^{lle} CAUCHOIS.....	T Chimie physique.	DIXMIER.....	T Mathématiques (M. P. C.).
THELLIER.....	T Physique du Globe.	SOUCHAY.....	T Chimie générale.
L'HÉRITIER.....	T Biologie gén. (Orsay).	AIGRAIN.....	T Electrotechnique gén.
GRIVET.....	T Radioélectricité (Orsay).	BRUSSET.....	T Chimie systématique.
PONCIN.....	T Mécanique générale.	M. LÉVY.....	T Phys. théor. des hautes énergies (Orsay).
DUBREIL.....	T Arithmétique et théorie des nombres.	M ^{me} CHAIX.....	T Chimie biologique.
QUELET.....	T Chimie organique.	M ^{me} HUREL-PY.....	T Biol. végétale (P. C. B.).
CAGNIARD.....	T Géophysique appliquée.	PIAUX.....	T Chimie (M. P. C.).
CHAMPETIER.....	T Chimie macromolécul.	BRUN.....	T Mécan. théor. des fluides.
CUVILLIER.....	T Micropaléontologie.	LEDERER.....	T Chimie biologique.
JUNG.....	T Pétrographie.	M ^{me} DUBREIL.....	T Mathématique (Agré.).
TRILLAT.....	T Microscopie et diffraction électronique.	M ^{me} LELONG.....	T Mathémat. II (E. N. S.).
WIEMANN.....	T Chimie org. et structur.	BELLAIR.....	T Géologie (S. P. C. N.).
JACQUINOT.....	T Spectroscopie et physique céleste (Orsay).	COTTE.....	T Physique électricité.
VASSY.....	T Physique de l'atmosph.	DUBOIS J. E.....	T Chimie organique.
DESTOUCHES.....	T Théories physiques.	LAMOTTE.....	T Zoologie (E. N. S.).
AMIEL.....	T Chimie générale.	MICHEL A.....	T Chimie minér. (Orsay).
HOCART.....	T Minéral. et cristallog.	OLMER.....	T Energétique générale.
J. P. MATHIEU.....	T Physique optique.	ROUAULT.....	T Electricité (Orsay).
COUTEAUX.....	T Biologie animale (P.C.B.).	GAUTHIER.....	T Mécanique appliquée.
MAY.....	T Zoologie (Orsay).	BARCHIEWITZ.....	T Chimie physique.
CHOQUET.....	T Théorie des fonctions et topologie.	BROSSEL.....	T Physique atomique.
		BUSER.....	T Physiologie comparée.

Professeurs (suite).

CAMUS	T	Physiol. vég. (B.M.P.V.).	HELLER	T	Physiolog. végétale.
CASTAING	T	Physique II Thermod. (Orsay).	TORTRAT	T	Calcul des probab.
CURIEN	T	Minéral. et cristallog.	CAILLEUX		Géologie (S. P. C. N.).
MOYSE	T	Physiol. végét. (Orsay).	MAGNAN	T	Physique (S. P. C. N.).
NOIROT	T	Evol. des êtres organisés.	DAUDEL	T	Mécan. ondul. appliq. à la chimie théor. et à la phys. nucl.
PANNETIER	T	Chimie générale.	Mlle FOURCROY ..		Biol. végét. (S. P. C. N.).
POSSOMPÈS	T	Zoologie.	Mme CHOQUET- BRUHAT ..	T	Mécan. analytique et méc. céleste.
PULLMANN	T	Chimie quantique.	Mlle VEIL		Physiologie générale.
TEILLAC	T	Physique nucl. et radio-activité.	LWOFF	T	Microbiologie.
TONNELAT	T	Biol. physico-chimique.	SIESTRUNK	T	Mécan. phys. et Expérim.
VILLE	T	Econométrie.	LACOMBE	T	Métall. des mét. nucl.
WILLEMART	T	Chimie (P. C. B.).	BROCHARD	T	Phys. (P.C.B.) (Orsay).
DODE	T	Chimie (Orsay).	CABANNES	T	Mécanique générale.
FREYMANN	T	Recherches physiques.	LESEUR	T	Mécanat. I (Orsay).
GUINOCHET	T	Biol. végét. (S. P. C. N.). (Orsay).	MAZET	T	Mécan. gén. (Orsay).
ROLLET	T	Chimie minérale.	CAIRE		Géographie phys. et géologie dynamique.
Mlle JOSIEN	T	Chimie (S. P. C. N.).	COMOLET	T	Mécan. des fluides.
CHEVALLEY	T	Géomét. algéb. et théor. des groupes.	CORABOEUF		Physiol. anim. (Orsay).
ARNOULT	T	Electronique (Orsay).	DELLOUE		Physique de l'exosphère.
CHAPELLE	T	Physique (Orsay).	GORENFLOT		Botanique II (Orsay).
DELANGE	T	Mathémat. I (Orsay).	HOUILLOU		Biol. anim. (P. C. B.).
DENY	T	Mathémat. gén. (Orsay).	JULLIEN J.		Chimie (S. P. C. N.) (Orsay).
GERMAIN	T	Mécan. théor. des fluides.	MALGRANGE	T	Technique math. de la physique (Orsay).
LUCAS G.	T	Géologie.	OLIVIER		Anthropologie.
ALLARD	T	Chimie physique.	NOZERAN	T	Botanique II (Orsay).
BERTHELOT	T	Phys. des partic. fond.	BLANC-LAPIERRE ..	T	Phys. (E. N. S.) (Orsay).
BIRGARD	T	Météor. et Phys. de l'atmosphère.	CHEVAUGEON	T	Botanique (Orsay).
Mme ALBE-FESSARD	T	Psychophysiologie.	KAHANE	T	Mathématiques (Orsay).
FRIEDEL	T	Phys. des solides (Orsay).	SAMUEL	T	Mathém. (E.N.S.) féminin.
M. JULIA	T	Etudes des moléculaires natur. complexes.	KOURGANOFF	T	Astronomie (Orsay).
LENDER	T	Biologie anim. (S.P.C.N.) (Orsay).	THIRY	T	Mécanique céleste.
MAGAT	T	Physico-chimie des radio-éléments.	ABÈLES		Physique (S. P. C. N.).
Mlle QUINTIN	T	Electrochimie.	AMAT		Physique (P. C. B.).
MONOD	T	Chimie du métabolisme.	AUBOIN		Géologie.
BENOIT	T	Physiol. anim. (Orsay).	Mme BENOIT- GUEUTAL ..		Physique nucl. et radio-activité.
DE POSSEL	T	Analyse numérique.	BOUGIS		Biologie marine (Villefranche-sur-mer).
CHARLOT	T	Chimie analytique.	BRUHAT	T	Mathématiques (M. P. C.).
LEMÉE	T	Physiol. vég. (B. M. P. V.) (Orsay).	BRUNN	T	Géol. histor. (Orsay).
GUÉRIN	T	Chimie (M.P.C.) (Orsay).	CHABBAL		Physique (M.G.P.) (Orsay).
CHATELET M.	T	Chimie (P. C. B.).	DEHEUVELS	T	Mathém. prop. (Orsay).
JEAN	T	Phys. nucl. (Orsay).	D'ESPAGNAT		Physique théor. (Orsay).
MATTLER	T	Physique (S. P. C. N.).	FURON		Géologie (S. P. C. N.).
BERGERARD	T	Zoologie (Orsay).	Mme GANS	T	Génétique.
BERTIN	T	Electronique (Orsay).	GENEVÈS		Biol. végét. (P. C. B.).
BOUSSIÈRES		Chimie des radio-éléments. (Orsay).	GUILBERT		Physique (C. U. S. Orléans).
Mme COUTURE	T	Thermodynamique et mécan. physique.	HUPE		Pétrographie.
ELLENBERGER	T	Géologie des grandes régions du globe.	HOLLANDE	T	Biologie générale.
FRANC	T	Biol. anim. (P. C. B.).	LIONS	T	Analyse numérique.
SCHNELL		Botanique trop. (Orsay).	MAITTE		Chimie (P. C. B.).
STOLKOWSKI	T	Physiologie végétale.	MEYER		Physique propédeutique.
ACHER		Chimie biol. (Orsay).	NICOLAS		Géologie appliquée.
BAUDOIN		Biol. anim. (P. C. B.).	PANIGEL		Biologie générale.
BEAUMONT		Biol. anim. (S. P. C. N.).	RAVIER		Pétrographie.
BLAMONT	T	Géophys. ionosphère.	ROSEAU	T	Mécan. théor. des fluides.
BOURREAU		Botanique.	ROUBINE		Electronique.
CURIE D.		Physique (M. G. P.).	SILBER	T	Chimie (P. C. B.).
DURAND-DELGA ..	T	Géologie.	UEBERSFELD	T	Electronique.
FREON	T	Chimie organ. (Orsay).	YVON	T	Théories physiques.

Secrétaire général R. POULLAIN.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT DES *DROSERA*

Par Anna FAVARD

SOMMAIRE

INTRODUCTION	270
CHAPITRE PREMIER. — <i>Méthodes et techniques</i>	275
I. — MÉTHODES.....	275
A. — <i>Observations</i>	275
B. — <i>Méthode des fixations et des colorations convergentes</i>	275
1° Recherches des causes de la mauvaise fixation des tissus de <i>Drosera</i>	276
2° Amélioration des fixations.....	278
3° Critères d'une bonne fixation mitochondriale.....	278
4° Action des facteurs externes.....	278
II. — TECHNIQUES.....	279
A. — <i>Observations morphologiques</i>	279
B. — <i>Techniques de fixations histo-cytologiques</i>	279
1° Préparation des pièces à fixer.....	279
2° Fixateurs cyto-histologiques.....	279
C. — <i>Techniques de déshydratation, d'inclusion, et des coupes au microtome</i>	281
D. — <i>Techniques des colorations</i>	281
1° Cytologie générale et histologie.....	281
2° Localisations cytochimiques	282
E. — <i>Observations et colorations vitales</i>	285
CHAPITRE II. — <i>Sur la biologie du « Drosera » et sur son acclimatation</i>	287
I. — LA BIOLOGIE DU <i>Drosera</i>	287
II. — LES STADES DE SON DÉVELOPPEMENT.....	288
III. — SON ACCLIMATATION.....	288

CHAPITRE III. — <i>Etablissement et genèse des méristèmes apicaux à partir de l'œuf fécondé</i>	290
I. — HISTORIQUE GÉNÉRAL.....	290
A. — <i>La cellule apicale unique</i>	290
B. — <i>Les trois histogènes superposés d'HANSTEIN</i>	291
C. — <i>Le maintien de la théorie d'HANSTEIN en embryologie</i>	292
D. — <i>Retard de l'embryologie actuelle</i>	292
E. — <i>Conclusions</i>	294
II. — HISTORIQUE SE RÉFÉRANT AU <i>Drosera</i>	295
III. — MÉTHODES ET TECHNIQUES PARTICULIÈRES.....	296
IV. — ETUDE DE LA FORMATION DE LA GRAINE DU <i>Drosera</i>	296
A. — <i>Etude histologique</i>	297
1° Les particularités de l'ovule mûr.....	297
2° L'organogénèse embryonnaire	297
3° Le développement de l'albumen et des enveloppes de la graine.....	301
B. — <i>Etude cytologique</i>	304
1° L'évolution générale du chondriome de l'embryon.....	304
2° Antagonisme entre les phénomènes de dédifférenciation et de différenciation	304
3° Phénomènes illustrant la différenciation de l'embryon et l'approche de la vie ralentie.....	305
4° Cas de l'albumen.....	307
5° Les transformations cytologiques précédant la maturation de la graine	307
C. — <i>La localisation des acides ribonucléiques</i>	309
D. — <i>Conclusion</i>	313
V. — ETUDE DE LA GERMINATION DE LA GRAINE.....	313
A. — <i>La morphologie de la graine et de l'embryon</i>	314
B. — <i>Les phénomènes extérieurs de la germination</i>	314
C. — <i>Etude histologique</i>	315
1° Histologie de l'embryon.....	315
2° Les premières manifestations de l'activité mitotique.....	318
3° La naissance tardive de la coiffe.....	319
4° La construction et le fonctionnement de l'apex caulinaire.....	322
5° Résumé	332
D. — <i>Etude cytologique</i>	333
1° L'embryon de la graine humide printanisée.....	333
2° L'évolution des structures cellulaires.....	333
3° L'évolution cytologique des territoires embryonnaires.....	335
E. — <i>La répartition des acides ribonucléiques</i>	337
F. — <i>Conclusion</i>	340
CHAPITRE IV. — <i>Néoformation de méristèmes apicaux lors du bourgeonnement pétioleaire</i>	342
I. — HISTORIQUE.....	342
A. — <i>Cas général du bourgeonnement épiphyllé</i>	342
B. — <i>Cas du « Drosera »</i>	344
II. — TECHNIQUES PARTICULIÈRES ET EXPÉRIENCES SUR LE BOURGEONNEMENT..	345
III. — OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES EXTERNES.....	348

IV. — ETUDE HISTOLOGIQUE DU BOURGEONNEMENT.....	349
A. — Anatomie du pétiole.....	349
B. — Les premières manifestations mitotiques.....	351
C. — Origine épidermique du point végétatif néoformé.....	351
1° Le stade de pré-renflement inorganisé.....	351
2° Le stade de renflement organisé.....	351
3° Les premières formations foliaires.....	353
4° Régénération du point végétatif.....	355
5° Evolution de l'apex vers une organisation de plantule.....	355
D. — Origine endogène de certains bourgeons.....	356
E. — Sur les conditions de formation de bourgeons d'origines différentes.....	358
V. — ETUDE CYTOLOGIQUE.....	358
A. — Les phénomènes de dédifférenciation cellulaire.....	358
1° Les transformations nucléaires.....	359
2° L'amylogénèse et la régression des plastes.....	359
3° L'évolution du cytoplasme et des vacuoles.....	360
B. — Marche de la dédifférenciation dans les phénomènes d'organogénèse.....	361
1° Le pré-renflement inorganisé.....	361
2° Etablissement de la polarité.....	361
3° Centres de dédifférenciation foliaires.....	361
VI. — CONCLUSIONS.....	362
CHAPITRE V. — <i>Ontogénèse apicale végétative</i>	363
I. — DONNÉES HISTORIQUES SUR L'ONTOGÉNÈSE DE LA TIGE.....	363
A. — Théories anciennes.....	363
1° L'initiale apicale unique.....	363
2° Les histogènes de HANSTEIN.....	363
3° La <i>tunica</i> et le <i>corpus</i> de SCHMIDT.....	364
B. — Théories modernes de l'initiation apicale axiale.....	365
1° La zonation de FOSTER.....	365
2° Les trois zones cyto-histologiques des Angiospermes.....	366
C. — Théorie de l'anneau initial.....	367
II. — HISTORIQUE SE RÉFÉRANT A <i>Drosera</i>	369
III. — ETUDE MORPHOLOGIQUE ET PHYLLOTAXIQUE ÉVOLUTIVE DU POINT VÉGÉTATIF.....	369
A. — Travaux antérieurs.....	369
B. — Caractères généraux de l'évolution apicale des <i>Drosera</i>	369
C. — Evolution des contacts méristématiques et hélices foliaires....	371
D. — Conclusion.....	375
IV. — ETUDE CYTO-HISTOLOGIQUE DE L'ÉVOLUTION DU POINT VÉGÉTATIF DU <i>Drosera rotundifolia</i>	375
A. — La plantule de première année.....	375
1° Stade juvénile.....	375
2° Début du stade adulte.....	377
B. — La plante de deuxième année.....	379
1° Allongement dans les Sphaignes.....	379
2° Croissance en rosette ou en semi-rosette.....	383
C. — Les plantes de plusieurs années.....	398

V. — POINT VÉGÉTATIF DU <i>D. intermedia</i> AU STADE DE TROIS HÉLICES FOLIAIRES	400
A. — Structure des points végétatifs primaires et secondaires.....	400
B. — Initium et primordium foliaires.....	402
C. — Mise en évidence de l'anneau initial et du méristème d'attente..	403
D. — Différences cytologiques entre les trois territoires apicaux....	404
E. — Le fonctionnement apical.....	409
F. — Comparaison de l'activité apicale entre les apex jeunes et les apex adultes	410
G. — Secteurs de l'anneau initial et bourgeons axillaires.....	412
VI. — RÉSULTATS.....	414
A. — Evolution du fonctionnement apical et activité de l'anneau initial	414
B. — Théories phyllotaxiques et évolution du fonctionnement apical.	414
VII. — RÉSUMÉ.....	417
CHAPITRE VI. — Ontogénèse de la fleur et de l'inflorescence	421
I. — HISTORIQUE.....	421
A. — L'étape de la morphologie externe comparée.....	421
B. — Le début de l'organogénie.....	422
C. — Les études ontogéniques actuelles.....	426
1° Les deux zones cyto-histologiques de GRÉGOIRE.....	426
2° Persistance de la <i>tunica</i> et du <i>corpus</i>	426
3° Evolution des zonations apicales.....	427
II. — MÉTHODES ET TECHNIQUES PARTICULIÈRES.....	429
III. — ETUDE MORPHOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT REPRODUCTEUR DES <i>Drosera</i> .	430
A. — Les anthoclades sympodiques	430
B. — Les inflorescences terminales	430
1° Les cymes scorpioïdes simples	431
2° La disposition des premières bractées et des premiers sépales.	433
3° Les cymes scorpioïdes doubles à un ou plusieurs échelons....	436
C. — Transformations des ramifications végétatives en ramifications inflorescentielles	437
IV. — ETUDE CYTO-HISTOLOGIQUE DE L'ONTOGÉNÈSE DES MÉRISTÈMES REPRODUCTEURS	437
A. — Etude du « <i>D. rotundifolia</i> ».....	437
1° La fin de l'état végétatif	437
2° Le passage à l'état inflorescentiel	438
3° Le premier partage du méristème inflorescentiel.....	445
4° Suite de l'ontogénèse de la cyme scorpioïde simple.....	449
5° Ontogénèse florale	457
B. — Etude du « <i>D. intermedia</i> ».....	466
1° Passage à l'état inflorescentiel.....	466
2° Ontogénèse de la cyme scorpioïde simple.....	470
3° Ontogénèse de la cyme double.....	473
V. — CONCLUSION	475

CHAPITRE VII. — <i>Considérations générales</i>	477
I. — SUR LA GENÈSE DES MÉRISTÈMES APICAUX	477
A. — <i>Les méristèmes apicaux embryonnaires ou néoformés</i>	477
1° Les deux modes de formation des méristèmes apicaux	477
2° L'organisation rudimentaire	478
3° Polarité apicale	479
4° Propriétés histogènes des cellules apicales axiales	480
5° Validité de la théorie des « histogènes »	480
B. — <i>Les bourgeons axillaires</i>	481
1° Leur mode de formation	481
2° Leur organisation	481
II. — SUR L'ÉVOLUTION DES POINTS VÉGÉTATIFS	482
A. — <i>Origine de l'anneau initial</i>	482
B. — <i>Fonctionnement apical et rôle de l'anneau initial</i>	483
C. — <i>Croissance en hauteur et point végétatif</i>	484
D. — <i>Evolution de l'anneau initial</i>	485
III. — SUR L'ÉVOLUTION DES MÉRISTÈMES APICAUX REPRODUCTEURS	486
A. — <i>Le passage à l'état reproducteur</i>	486
B. — <i>Ontogénèse des cymes unipares scorpioïdes</i>	487
C. — <i>Ontogénèse des cymes scorpioïdes doubles à un ou plusieurs échelons</i>	488
D. — <i>Les modes ascendant et descendant du développement des cymes</i>	489
E. — <i>Structure et fonctionnement du méristème inflorescentiel</i>	489
F. — <i>Le fonctionnement du méristème floral et l'origine du pistil</i>	490
IV. — L'ACTIVITÉ HISTOGÈNE OU ORGANOGÈNE DE LA TUNICA ET DU CORPUS	491
V. — CONCLUSION GÉNÉRALE	492
BIBLIOGRAPHIE	493
PLANCHES	503

INTRODUCTION

Croissance et développement sont deux phénomènes qui s'accompagnent généralement. La croissance (1) est l'augmentation de volume d'un organisme. Elle est due à la prolifération des cellules et à l'augmentation de leur taille lors de la différenciation. Le développement est la transformation morphologique et structurale qui réalise l'organisme adulte à partir du zygote. Pour la plupart des plantes, la croissance est de type « indéfini », ce qui les distingue des animaux dont la croissance est de type « fini ». La vie d'une plante avant son complet épanouissement peut être considérée comme une longue embryogénèse accompagnée d'un développement progressif. Grâce à leurs cellules très actives et qui ont conservé leurs propriétés prolifératrices histo- et organogènes, les méristèmes apicaux assurent, par leur fonctionnement, la croissance prolongée des plantes qui en possèdent et la morphogénèse de leurs organes. La croissance et le développement d'une plante ont ainsi pour origine *les phénomènes d'histo- et d'organogénèse de ses méristèmes apicaux* et se continuent au cours de *la différenciation histo-morphologique de ses organes et de ses tissus*. Ces phénomènes d'histo- et d'organogénèse sont eux-mêmes sous la dépendance de *l'organisation apicale, variable au cours de la vie d'une plante*. Or, si le fonctionnement des méristèmes apicaux a été très étudié, les auteurs se sont surtout intéressés à la phase végétative adulte, peut-être à cause de la *croissance en un mode de fonctionnement unique des méristèmes apicaux*, issu de l'activité de « *cellules initiales apicales* », de position axiale. Les autres périodes, parmi lesquelles la phase embryonnaire (surtout la phase organogène), la phase jeune et la phase reproductrice (florale et inflorescentielle), ont été moins souvent analysées depuis les travaux anciens de HOFMEISTER, HANSTEIN et quelques autres. Ainsi, l'idée d'une évolution structurale et fonctionnelle des points de croissance au cours de l'ontogénèse ne commence à s'imposer vraiment dans l'esprit des histologistes qu'à la suite des travaux de GRÉGOIRE (1935-1938) sur les méristèmes reproducteurs et des recherches cyto-morphologiques de l'école de PLANTEFOL et de BUVAT. L'étude des méristèmes apicaux ne s'étend donc sérieusement à différentes périodes de la vie d'un végétal que depuis peu de temps, surtout

(1) Certains auteurs définissent la *croissance* « formation de tissus et d'organes d'un même type que ceux qui existaient auparavant », le *développement* se rapportant à « des changements plus profonds au terme desquels la plante fabrique des organes entièrement nouveaux ».

sous l'impulsion de BUVAT. C'est sur son conseil que nous avons entrepris l'étude du *cycle complet de l'ontogénèse apicale de la graine à la graine*, ce qui, à notre connaissance, n'a pas encore été réalisé jusqu'à présent.

Nos recherches ont porté sur le *Drosera*. Cette petite plante carnivore est très connue par de nombreux travaux sur la digestion des insectes (voir LLOYD, *Carnivorous Plants*, 1942). On connaît depuis longtemps, quoique imparfaitement, le développement de cette plante des tourbières (NITSCHKE, 1860). Cependant, l'étude histologique précise de son organisation et de sa croissance n'a été abordée que pour le point végétatif, l'embryon et le bourgeon épiphyllé, mais d'une manière bien imparfaite. Surtout, elle a été faite sans avoir recours aux techniques cytologiques dont nous montrerons l'importance. Quant à l'étude ontogénique de ses inflorescences en cyme, elle n'avait pas encore été faite. L'occasion nous sera ainsi donnée d'aborder le problème de la *genèse de bourgeons apicaux très précoces*.

Le choix du *Drosera* présente encore un autre intérêt. D'une part, cette plante possède des modes de multiplication variés, ce qui est favorable à l'étude de la genèse de ses méristèmes. D'autre part, son développement permet de bien mettre en évidence l'évolution de l'organisation apicale. En effet, les *Drosera* n'atteignent l'état adulte que tardivement en passant par un stade embryonnaire et un stade jeune assez rudimentaires. De plus, ce sont des plantes vivaces, et elles présentent des complications d'organisation et de structure, variables avec l'âge, mais également en rapport avec les conditions de milieu, ce qui permet de suivre leur *organisation progressive*.

Au point de vue cytologique, les *Drosera* possèdent un chondriome, des noyaux et surtout des vacuoles qui manifestent des changements appréciables de taille et même de forme aux moindres variations de la physiologie cellulaire. Ces variations peuvent donc être décelées beaucoup plus facilement que chez les plantes où ces changements sont peu apparents. L'étude cytologique des *Drosera* s'avère par là d'un grand secours pour la connaissance du fonctionnement des méristèmes apicaux. Ces changements marquent soit une accentuation, soit un affaiblissement des caractères méristématiques des cellules. Les cellules méristématiques subissent ainsi des *processus de différenciation et de dédifférenciation*, analogues aux phénomènes qui se produisent parfois dans les cellules adultes avec une amplitude supérieure. L'étude de ces processus, qui sont suffisamment prononcés chez les *Drosera*, permet de déceler les *variations de l'activité prolifératrice apicale* lors du fonctionnement des méristèmes apicaux. L'étude histologique seule, qui n'envisagerait que les orientations des divisions cellulaires, était insuffisante pour rendre compte de cette activité. L'intensification ou, au contraire, la raréfaction des mitoses en est par contre une manifestation sûre que nous étudierons également. Il est bien entendu que des variations de la physiologie apicale peuvent

provenir de changements de conditions de milieu qui se répercutent sur l'activité apicale générale et dont il faudra tenir compte.

C'est pour toutes ces raisons que nous avons choisi d'étudier ici, au cours de la vie du *Drosera*, l'évolution de l'ontogénèse apicale, c'est-à-dire la genèse de ses méristèmes apicaux et leur activité histo- et organogène au fur et à mesure de l'organisation progressive de la plante, tant au point de vue histologique que cytologique.

Mais le choix du *Drosera* ne présente pas que des avantages. Plante non encore domestiquée, elle ne peut se développer convenablement en serres. Cultivée au dehors, elle est soumise aux conditions parfois extrêmes des saisons et comporte des complications cytologiques dont il nous a fallu tenir compte. Les tissus sont d'ailleurs souvent difficiles à fixer pour l'étude cytologique minutieuse, ce qui, joint à la faible chromaticité du chondriome, fait du *Drosera* une plante peu facile à étudier bien qu'intéressante.

Nous avons restreint notre étude de l'ensemble du développement ontogénique aux phénomènes méristématiques et au début de différenciation. Mais là encore, des domaines nombreux et variés ont dû être explorés : l'embryogénèse, l'ontogénèse du système conducteur, l'ontogénèse de la tige et des feuilles, l'ontogénèse des racines, celle des inflorescences et des fleurs, les néoformations de bourgeons. Parfois, des études morphologiques ou anatomiques sont venues s'ajouter aux études histologiques et cytologiques, pour permettre de mieux suivre ces dernières. Devant l'impossibilité de traiter toutes ces questions sans alourdir et trop étendre le sujet de notre thèse, nous avons limité leur nombre, quitte à publier séparément par la suite celles qui ne sont pas indispensables ici. Citons pour exemple la genèse d'une racine adventive, les complications de sa structure avec l'âge, la formation et le réveil des bourgeons d'hiver, l'ontogénèse du système conducteur. Nous avons également réduit, pour cette étude, le nombre des espèces de *Drosera* à deux. Ce nombre minimum nous permet néanmoins de procéder à des comparaisons entre espèces et d'obtenir des résultats plus importants.

Nous tenons à remercier ici tout particulièrement M. BUVAT pour l'aide qu'il nous a dès le début apportée pour nous familiariser avec les méthodes et les techniques cytologiques. Ses conseils et sa grande expérience nous ont été précieux pour orienter et poursuivre nos travaux. Et c'est grâce à lui que nous avons appris à améliorer considérablement la rédaction de nos notes. Nous avons tenté de faire notre profit de son souci de l'exactitude et de la précision scientifique, de la clarté d'exposition du sujet, et des résultats de ses études sur la différenciation des cellules végétales et sur le fonctionnement du point végétatif qui ont été la base même de nos recherches. Nous tenons aussi à remercier M. PLANTEFOL d'avoir bien voulu présenter nos dernières Notes à l'Académie des Sciences, et de l'intérêt qu'il a montré pour nos études sur les inflorescences et la phyllotaxie, ce qui nous a

permis d'approfondir davantage ces questions. Nous devons beaucoup également à M. BERSILLON qui nous a aidée à éclaircir et à simplifier l'étude morphologique des inflorescences de *Drosera*.

*
**

Dans le *chapitre premier*, nous exposerons tout d'abord les méthodes et les techniques histologiques et cytologiques dont nous avons fait usage. Les dimensions réduites du matériel et les difficultés de fixation ont nécessité le perfectionnement de plusieurs techniques classiques. Nous indiquerons, à ce propos, nos résultats d'une étude critique de l'action des fixateurs sur les structures cytologiques du *Drosera*, ce qui nous a permis d'étayer plus solidement notre étude cytologique évolutive.

Puis nous résumerons, dans le *chapitre II*, la biologie si particulière du *Drosera*, petite plante carnivore des tourbières, en faisant ressortir les différentes phases de son développement. Nous y ajouterons les résultats de nos expériences sur son acclimatation.

Nous pourrions alors aborder l'exposé de nos recherches sur l'ontogénèse apicale. Nous avons pris pour nous guider, dans l'élaboration des différentes parties, les problèmes successifs qu'elle pose au cours de la vie du *Drosera*.

Dans le *chapitre III*, nous traiterons de l'établissement et de la genèse des méristèmes apicaux du *Drosera* à partir de l'œuf fécondé, lors de la formation et de la germination de la graine.

Mais la genèse des méristèmes apicaux peut se faire également à partir de cellules adultes, par dédifférenciation. Elle fera l'objet de notre *quatrième chapitre*. Nous étudierons alors le cas le plus simple de la formation de la tige feuillée, le bourgeonnement pétiolaire.

Le *chapitre V* comprendra l'ontogénèse apicale végétative des plantes jeunes puis adultes. Nous résumerons les complications successives du fonctionnement du point végétatif en rapport avec son organisation chez les plantes adultes.

Le *chapitre VI*, enfin, rendra compte de l'ontogénèse apicale reproductrice. Après avoir étudié la transformation du point végétatif en apex inflorescentiel, nous aborderons l'ontogénèse de l'inflorescence et puis celle de la fleur.

Chacune de ses parties comprendra généralement les principaux paragraphes suivants :

- 1° un historique général et celui se référant au *Drosera*;
- 2° un exposé des techniques ou méthodes particulières si besoin est;
- 3° l'étude des différents stades de développement avec les formes de passages, étude morphologique s'il y a lieu, mais en tout cas histologique et cytologique;
- 4° un exposé des résultats obtenus.

Un dernier chapitre sera consacré aux conclusions générales.

CHAPITRE PREMIER

MÉTHODES ET TECHNIQUES

I. — MÉTHODES

A. — OBSERVATIONS

Grâce à des *observations morphologiques* portant sur les formes adultes et remontant jusqu'aux plus jeunes, nous avons repéré *les principaux stades de développement du Drosera*, noté les époques approximatives du passage de l'un à l'autre et déterminé les *stades intermédiaires*.

B. — MÉTHODE DES FIXATIONS ET DES COLORATIONS CONVERGENTES

L'étude directe, au microscope, des méristèmes où s'initient ces processus de morphogénèse, est sinon impossible, très insuffisante. Mais elle est d'une importance primordiale pour la vérification des résultats obtenus grâce à une *étude indirecte, par la méthode des fixations et des colorations convergentes*. Cette méthode a été recommandée par GUILLIERMOND en 1938. Son emploi nécessite des techniques qui altèrent plus ou moins les divers constituants cellulaires mais qu'on peut contrôler ainsi par comparaison, surtout par des *observations et colorations vitales* et par *l'étude du mode d'action des fixateurs*, suivie de *l'utilisation de divers réactifs microchimiques*.

Cette méthode reste toujours valable bien que les meilleurs fixateurs cytologiques soient connus (GUILLIERMOND, 1938; M^{lle} DELAY, 1947), qu'ils aient fait leurs preuves, et que leur étude se soit enrichie sous différents aspects chimico-biologiques (BAKER, 1958). On risque toujours, en effet, de ne pas déceler les débuts d'altération ou de confondre des altérations naturelles et celles dues aux fixateurs, *les fixateurs reconnus comme les meilleurs ne donnant pas forcément de bons résultats pour tous les matériels*. Le contrôle des fixations nous a été particulièrement utile pour obtenir des résultats réels que *des difficultés de fixation et de coloration* auraient pu fausser. Les causes de ces dernières ont été énumérées en partie par GUILLIERMOND (1938). La vérification de la fidélité des fixateurs sur le *Drosera* nous a permis,

en plus de l'élaboration des critères de fixations cytologiques réussies, de déterminer ces causes afin d'être en mesure d'effectuer des fixations meilleures.

1° Recherches des causes de la mauvaise fixation des tissus de *Drosera*. — Nos observations et expériences sur le mode d'action des fixateurs, réalisées sur divers tissus et organes de *Drosera*, nous ont donné les résultats suivants :

a) *Le premier obstacle à la pénétration des fixateurs* est la présence d'une *cuticule plus ou moins imperméable*, recouvrant aussi bien les organes différenciés que méristématiques, y compris l'apex, à l'exception des têtes tentaculaires et des papilles, petits poils épidermiques des feuilles, où une *cuticule perméable*, mais ne présentant pas de pores au microscope électronique (SCHNEPF, 1961) a été signalée par HABERLANDT (1906) et LLOYD (1942) mais non par GARDINER (1886) et GOEBEL (1891).

L'expérience montre que le fixateur ne pénètre pas, du moins au début, par les parties non sectionnées et pénètre bien moins rapidement par une seule section de petits fragments de feuille que par deux ou trois sections à la fois. On l'observe pour le fixateur de Regaud par la progression des précipités de tannins dus au bichromate. Sa pénétration dans un matériel adulte varie, au bout d'une heure, du simple au double, entre une face sectionnée comprise entre deux sections et celle qui est adjacente à la face non sectionnée. Si k est le *coefficient de pénétration* donné par la formule $d = k\sqrt{t}$, d étant la distance parcourue en mm, et t le temps exprimé en heures, k varie alors généralement entre 0,3 et 0,4 ou 0,7 pour une heure (fig. 1).

Cette différence est surtout sensible en début d'action. Après deux ou trois heures, parfois après un temps beaucoup plus long, la vitesse de progression du fixateur subit une augmentation inhabituelle, même du côté de la face défavorisée : k peut alors atteindre et dépasser la valeur 1, la pénétration du fixateur devenant sans doute plus efficace par les tentacules, les papilles, le système conducteur et même la cuticule.

b) *La cuticule n'est certainement pas le seul obstacle*, car si la progression est assez rapide durant le premier quart d'heure, k variant généralement entre 0,5 et 0,6, il y a un *ralentissement très sensible, presque un arrêt durant les trois quarts d'heure suivants*, k n'atteignant plus que les valeurs de 0,3 à 0,4 au bout d'une heure d'action sur le même fragment de feuille à une seule face sectionnée. Même dans les meilleures conditions des expériences précédentes (plusieurs faces sectionnées), k a baissé de 1 à 0,7. Dans les plus mauvaises, il baisse encore de 0,3 à 0,2 (voir les graphiques correspondants de la figure 1). Après quoi, k augmente comme indiqué précédemment pour atteindre généralement 0,4 à 0,6 au bout de trois à quatre heures. Ce phénomène n'est donc pas conforme à la loi de diffusion où k devrait rester sensiblement constant pour un même fixateur. Ce ralentissement peut être

suivi d'altérations cellulaires plus ou moins accentuées suivant le matériel, altérations qui se traduisent par le raccourcissement ou le gonflement des chondriosomes, allant jusqu'à leur fragmentation dans les objets épais.

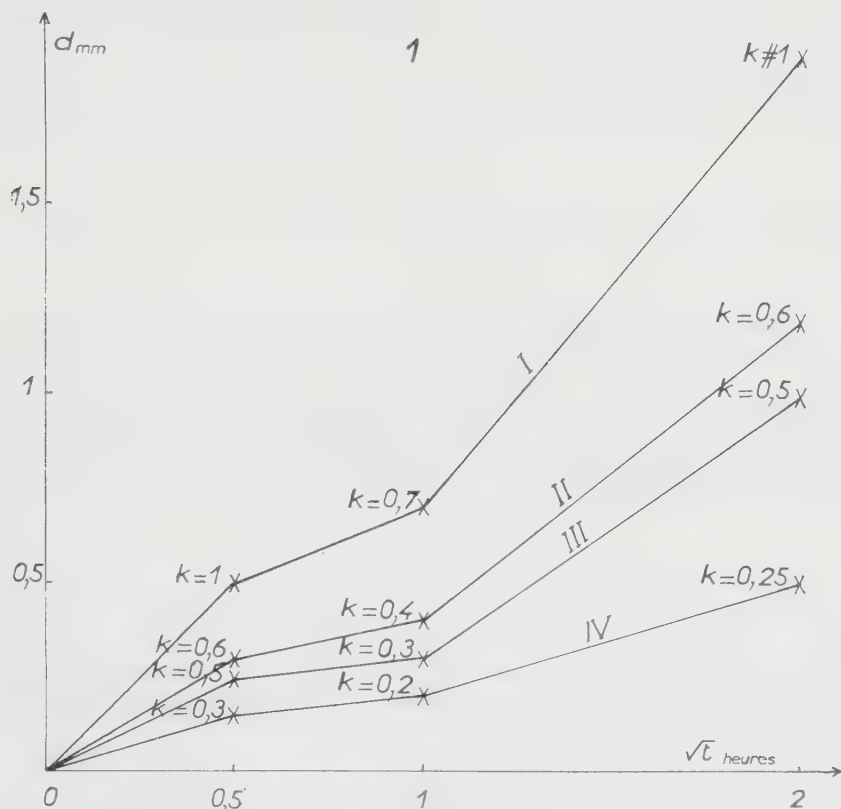


FIG. 1. — Représentations graphiques de la pénétration d (en mm) du fixateur de Regaud, dans des fragments de feuilles de *Drosera rotundifolia*, en fonction de la racine carrée du temps t (en heures). Le coefficient de pénétration $k = \frac{d}{\sqrt{t}}$ ne reste pas constant au cours de la fixation. Baisse sensible de k au cours de la première heure; augmentation de k au bout des trois heures suivantes.

I, pénétration par plusieurs sections; II, III, IV, pénétration par une seule section pour des fragments différents; IV, pénétration très réduite dans le cas de ruptures vacuolaires.

Ce phénomène est dû probablement à la présence de grandes quantités de tannins dans les vacuoles des tissus différenciés ou en voie de différenciation et à leur combinaison avec le bichromate ou d'autres éléments du mélange fixateur; ce phénomène peut même déterminer l'éclatement des vacuoles. Cette hypothèse serait confirmée par la réussite de fixations d'apex de plantes les moins riches en tannins (en particulier chez *D. intermedia*), alors qu'il est presque impossible

de les réussir quand elles sont très tannifères (*D. rotundifolia*), et que les tissus différenciés montent très haut près de l'apex (plantes en rosette). D'autre part, des expériences sur des fragments d'ébauches foliaires de bourgeon d'hiver tendent à prouver que :

1° Dans les files de cellules non tannifères, le ralentissement n'est pas aussi sensible, ce qui favorise la fixation des cellules tannifères épidermiques voisines.

2° Quand les cellules non tannifères dominent, il en est de même tant dans les cellules méristématiques que dans les cellules plus différenciées.

3° Au contraire, quand les cellules tannifères dominent, un amoindrissement notable de la diffusion du fixateur a lieu dans les tissus en voie de différenciation prononcée.

2° *Améliorations des fixations.* — D'après ces données, pour pallier la mauvaise diffusion du fixateur chez les *Drosera*, nous avons sectionné au maximum les pièces, et, dans le cas de fixations de tissus méristématiques, nous avons éliminé le plus possible les tissus tannifères différenciés dont ils sont entourés. Nous avons aussi veillé à ce que la concentration des produits du mélange fixateur soit suffisante, en particulier celle du formol.

3° *Critères d'une bonne fixation mitochondriale.* — a) Le critère d'une bonne fixation mitochondriale normale est la mise en évidence d'un *chondriome assez fin et assez chromophile*. Mais la présence de formes allongées est indispensable pour s'assurer d'une postchromisation convenable du chondriome. Leur absence doit donc comporter des vérifications du temps de postchromisation.

b) Au critère d'une bonne fixation mitochondriale s'ajoute celui d'une *bonne fixation cytoplasmique*. En effet, à un chondriome inaltéré correspond une structure homogène du cytoplasme et la conservation des formes vacuolaires.

Cas douteux : c'est celui d'un *chondriome peu chromophile*, quoique fin. D'après GUILLIERMOND (1920), des différences de chromaticité peuvent exister entre les deux espèces de chondriomes, l'une et l'autre pouvant être faiblement chromophiles suivant les tissus (racines). La faible chromaticité n'est pas dans ce cas le signe d'une altération du chondriome. Pourtant, elle peut en être le *premier signe* lors de l'action soit de la chaleur (FAMINE, 1933), soit de l'eau pure (BUVAT, 1948), soit du froid (GENÈVES, 1955); elle est alors *généralement suivie du gonflement du chondriome*. Ceci permet de distinguer les deux cas. Il en est de même quand il s'agit de l'altération due à la fixation.

4° *Action des facteurs externes.* — Nous avons été obligée dans certains cas de faire une étude du mode d'action sur les *Drosera* de facteurs tels que l'eau, le froid et la chaleur :

— pour pouvoir distinguer les altérations naturelles de celles dues aux fixateurs;

— parce que ces facteurs sont susceptibles de troubler plus ou moins la croissance et le développement du *Drosera*, et par suite de provoquer de fausses interprétations cytologiques des phénomènes. Nous avons alors effectué des observations vitales sur les formes réversibles ou irréversibles que revêtent les chondriosomes sous l'action perturbatrice des facteurs externes, sur les limites dans lesquelles cette action s'exerce et les possibilités d'adaptation de la plante.

II. — TECHNIQUES

A. — OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES PRÉALABLES DU MATÉRIEL FRAIS OU CONSERVÉ DANS L'ALCOOL

A chacune des étapes du développement du *Drosera*, nous avons procédé à l'analyse morphologique des apex par des *observations à la loupe binoculaire*. Nous dégagions les méristèmes des ébauches foliaires ou florales qui les recouvraient, en coupant les plus âgées et écartant les plus jeunes pour les tiges ou les inflorescences.

B. — TECHNIQUES DE FIXATIONS HISTO-CYTOLOGIQUES

1° Préparations des pièces à fixer. — Les apex sont préalablement disséqués : les feuilles embrassantes et les ébauches foliaires ou florales âgées sont coupées au ras de la tige à l'aide d'une aiguille lancéolée ou d'un petit scapel très fin, ou simplement par flexion des pétioles qui se cassent parfois très facilement. Pour améliorer la fixation, on dégage l'apex en laissant les ébauches les plus jeunes afin de ne pas léser les tissus méristématiques. Ces opérations sont délicates et doivent être très rapides, et pratiquées sans le concours d'une lampe chauffante. La pénétration du fixateur est aidée par le passage au vide partiel d'une trompe à eau pendant cinq minutes.

2° Fixateurs cyto-histologiques. — Les mêmes fixateurs nous ont permis aussi bien l'étude histologique que l'étude cytologique des méristèmes. Nous avons employé de préférence les fixateurs caryologiques non seulement pour l'étude des noyaux, mais aussi pour l'étude des mitoses et des membranes, et les fixateurs mitochondriaux pour l'étude des autres organites cellulaires.

a. — **FIXATEURS NUCLÉAIRES.** — *Le fixateur de Helly* et quelque peu *le fixateur de Navachine* nous ont donné de bons résultats.

Le fixateur de Helly a nécessité 16 à 18 heures de fixation et un lavage de 24 heures à l'eau courante.

Des expériences sur le fixateur de Helly nous ont montré que sa diffusion est bien meilleure que celle du Regaud : elle est 3 à 4 fois plus rapide dans les tissus tannifères adultes. Le noyau présente dès le début de la fixation, en plus des chromocentres visibles sur le vivant, une fine structure chromatinique et la conserve si l'action du fixateur n'est pas trop prolongée. On retrouve cette structure après coloration de la chromatine (pl. II, fig. 1 et 9) (1).

Cette structure (réseau de fins chromonémas) révélée par le fixateur de Helly, bien que non décelable sur le vivant, semble confirmée, en application de la méthode préconisée par M^{lle} DELAY, par certaines figures de prophase (pl. II, fig. 4) et de télophase (pl. II, fig. 7 et 8), ce qui prouverait la fidélité du fixateur.

Le fixateur de Navachine a nécessité 16 à 24 heures de fixation et un lavage d'une journée.

L'acide acétique accentue la structure en réseau du noyau en coagulant les nucléoprotéines (pl. I, fig. 7). La fixation est ainsi plus grossière qu'avec le fixateur de Helly, mais les structures nucléaires étant mises plus en relief, il est d'un emploi commode en histologie. Cependant, il fallut tenir compte de la mauvaise pénétrabilité du fixateur dans les tissus fortement tannifères, ce qui provoque des altérations nucléaires simulant des débuts de prophase (pl. I, fig. 8).

L'étude des nucléoles, ici pourvus d'une auréole claire marquant leur contraction, est préférable sur les fixations de Regaud où ils sont mieux conservés.

b. — FIXATEURS MITOCHONDRIAUX. — Ces fixateurs altèrent peu le cytoplasme et conservent en général les vacuoles. Cependant, leur emploi nous a donné beaucoup de difficultés. *Le fixateur de Meves*, à base d'acide osmique, de pénétration très difficile, donne de très mauvais résultats; nous l'avons abandonné. Nous avons retenu pour le *Drosera* les fixateurs de Regaud et de Helly, mais il nous a fallu les adapter à cette plante.

Pour le *fixateur de Regaud*, nous avons utilisé d'abord la formule IV transformée pour du formol commercial à 30 %. Ayant obtenu un chondriome très fragmenté, nous avons fait différents essais portant sur le temps de postchromisation, afin de déterminer si l'aspect trouvé était réel ou dû à une postchromisation défectueuse. Une *postchromisation de cinq jours* au lieu des sept habituels s'est avérée la meilleure. Des chondriocontes sont alors apparus entièrement chromophiles et non sous forme de granules plus colorés qu'on peut confondre avec des mitochondries granuleuses.

Nous avons fait ensuite varier la composition du mélange de Regaud.

Nous nous sommes arrêtés à la formule suivante, qui pallie un peu,

(1) Voir planches I à XVII, p. 503.

chez le *Drosera*, l'affaiblissement du fixateur par les tannins, grâce à l'emploi de solutions plus concentrées :

Solution aqueuse de bichromate de potassium à 33 %	11 vol.
Formol neutre à 35 ou 40 %	4 vol.

Le mélange se fait au moment de l'emploi. Nous avons vérifié la neutralité du formol, facteur très important, à chaque fixation. Nous avons préféré neutraliser le formol par adjonction de *carbonate de calcium* en poudre. La neutralité obtenue se conserve longtemps et on ne dilue pas le formol. Nous avons ainsi neutralisé par une solution décimormale de soude. Mais cette méthode nous a donné de moins bons résultats.

Nous fixons pendant quatre jours consécutifs par ce mélange, en changeant le fixateur tous les jours, *en évitant la lumière et une température trop élevée* pour empêcher toute formation de précipité. Les pièces sont ensuite postchromisées dans une solution aqueuse de bichromate de potassium à 3 %, à froid, puis lavées à l'eau courante (24 heures).

Le fixateur de Helly, avec postchromisation, a donné de moins bons résultats que le fixateur de Regaud, bien qu'il soit plus pénétrant.

La technique de PARAT pour l'étude du chondriome par ce fixateur réduit à 5 heures la durée de fixation. Elle est suivie de chromatisation par une solution saturée de bichromate de potassium à l'étuve à 40°, pendant 48 heures, puis d'un lavage à l'eau courante (24 heures).

C. — TECHNIQUES DE DÉSHYDRATATION, D'INCLUSION ET DE COUPES AU MICROTOME

Ce sont les techniques habituelles mais adaptées au matériel étudié. En particulier, l'inclusion des pièces fixées se fait sous la loupe binoculaire pour le cas de pièces très petites, afin de les orienter convenablement. On éclaire par le dessous à l'aide d'une lampe chauffante. On complète par une lampe à support.

L'épaisseur des coupes histologiques est de 5 μ en général; de 10 μ pour le système conducteur déjà différencié.

L'épaisseur des coupes cytologiques n'est que de 2 μ ou de 2,5 μ .

D. — COLORATIONS

1° *Cytologie générale et histologie.* — a. — COLORATION DES NOYAUX OU DU CHONDRIOME PAR L'HÉMATOXYLINE FERRIQUE DE REGAUD. — Selon la technique habituelle (BUVAT, 1945).

b. — COLORATION DU CHONDRIOME PAR LA FUCHSINE D'ALTMANN. — On prépare la solution suivante qui peut se garder quelques jours :

Fuchsine acide	2 g.
Eau anilinée saturée et vieillie	10 cm ³

Les coupes sont colorées en quelques minutes sur platine chauffante à 60°-70°. Après lavage, la coloration est rétrogradée rapidement par une solution d'aurentia à 0,5 % dans l'alcool à 70°. La durée de différenciation est de quelques secondes (3 à 8) pour le *Drosera*, et varie d'une pièce à l'autre ainsi qu'en fonction du temps passé sur la platine. Nous ne l'avons employée que pour des résultats immédiats.

c. — COLORATION DES MEMBRANES PAR LA SAFRANINE ET LE VERT LUMIÈRE. — On laisse les coupes, déjà colorées par l'Hématoxyline, pendant 10 minutes dans le mélange préparé de la manière suivante :

Solution saturée de Safranine dans l'alcool à 90°	1 vol.
Solution saturée de Safranine dans l'eau anilinée vieillie	1 vol.

et on différencie rapidement la Safranine par une solution de Vert lumière dans l'alcool à 90°; on monte ensuite au baume après passage rapide dans l'alcool absolu et le toluène. Les colorations rouge et verte se surajoutent à celle de l'Hématoxyline, les membranes cellulotiques sont teintées en vert (tubes criblés), la lignine en rose (protoxylème et métaxylème). Tannins et cytoplasme sont également plus ou moins colorés en rouge ou en vert.

2° *Localisations cytochimiques.* — a. — RÉACTION NUCLÉALE DE FEULGEN. — Elle permet de localiser les ADN ou acides désoxyribonucléiques de la chromatine du noyau. Elle consiste à hydrolyser les ADN par l'acide chlorhydrique de façon à libérer un sucre, le désoxyribose, dont la fonction aldéhyde permet de recolorer la fuchsine décolorée par l'anhydride sulfureux naissant (Réactif de Schiff). Les acides ribonucléiques, libérant du ribose, inactif envers le réactif de Schiff, ne réagissent pas. Cette réaction est donc spécifique des ADN du noyau. (Cependant, d'autres substances sont aussi colorées par la fuchsine décolorée par l'anhydride sulfureux naissant : lignine, subérine et cutine dont la localisation et les propriétés différentes permettent de ne pas les confondre avec les ADN.)

Nous avons employé les techniques de préparations et de colorations préconisées par BUVAT (1945).

Les fixations au Helly nous ont donné les meilleures colorations (rouge violacé) pour une hydrolyse à chaud de 15 minutes et une coloration dans le Réactif de Schiff de 1 heure à 1 heure 30. Les essais sur les fixations au Regaud se sont avérés mauvais.

b. — MÉTHODE DE BRACHET. — La localisation des acides ribonucléiques (ARN) et des acides désoxyribonucléiques (ADN) se fait par

double coloration à la *Pyronine* et au *Vert de méthyle*, avec test à la *ribonucléase*.

La *pyronine* colore intensément en rouge groseille les ARN du cytoplasme et des nucléoles; chez les chromosomes et les chromocentres, elle s'associe au *Vert de méthyle* qui y colore les ADN. La coloration à la *Pyronine* n'est pas spécifique de l'acide ribonucléique; elle colore en particulier les tannins. Aussi doit-on soumettre les coupes à l'action de contrôle de la *ribonucléase*. Celle-ci dépolymérise les ARN et les fait passer en solution, de sorte que la *pyronine* ne les colore plus sur les coupes de contrôle (voir LISON, 1953, p. 953, pour l'analyse et la discussion du test de Brachet).

Nous avons adopté le *mélange fixateur alcool-formol acétique*, car il donne une coloration constante. Mais les tannins sont souvent un empêchement sérieux au dépistage des ARN. Nous n'avons obtenu de résultats que pour des apex particulièrement bien dégarnis de leurs ébauches et des cellules tannifères de la moelle et du péricambium, et pour les embryons de graines en formation séparées de l'ovaire qui contient beaucoup de tannins, car les tannins peuvent diffuser dans le cytoplasme, dans les noyaux et même les membranes.

La composition de ce mélange est la suivante :

Alcool à 90°	85 cm ³
Formol acide à 35 %	10 cm ³
Acide acétique pur cristallisable	5 cm ³

La durée de fixation est de 12 à 16 heures. Il y a souvent rétraction du cytoplasme et de la matière chromatique du noyau, avec concentration des ARN dans une partie de la cellule. La technique opérationnelle est celle déjà décrite par CAMEFORT (1954).

c. — DÉTECTION DES LIPIDES. — Nous avons fait des essais avec les réactifs suivants :

Le *Soudan III* ou le *Noir Soudan*, en solution alcoolique à 70° qu'on emploie pour la détection des *lipides peu solubles dans l'alcool*. Les résultats ont été négatifs.

Le *Bleu d'indophénol naissant* ou mélange Nadi, pour *certaines lipides solubles dans les alcools* (voir BUVAT, 1944). Le matériel *Drosera* s'est révélé impropre à de tels essais. Cependant, des granules très probablement lipidiques sont observables sur le vivant.

d. — LOCALISATION DE L'AMIDON. — Elle s'effectue par les méthodes suivantes :

Méthode de Guilliermond ou coloration spécifique par le réactif iodo-ioduré de formule :

Iode	4 g
Iodure de potassium	6 g
Eau distillée	100 cm ³

Après quelques minutes d'observation des coupes traitées au microscope, on lave et on déshydrate très rapidement à l'alcool absolu, puis

on monte au baume. L'amidon prend une teinte jaune, parfois brunâtre, ou bleu-violet.

Méthode de Mac Manus (PAS) : Si l'on veut conserver sur les fixations de Regaud la coloration de l'amidon (qui est fugace avec l'iode), on pratique la méthode de coloration suivante :

- déparaffiner et laver les coupes;
- traiter par une solution d'*acide périodique* à 0,5 % (10 minutes);
- laver à l'eau courante (5 minutes) et rincer à l'eau distillée;
- colorer dans le *Réactif de Schiff* (10 à 15 minutes);
- rincer dans 3 bains successifs d'*eau sulfureuse de rinçage* avec une minute par bain;
- laver à l'eau courante (10 minutes);
- colorer ensuite à l'*Hématoxyline ferrique*.

Le Réactif de Schiff et l'eau sulfureuse de rinçage (sans acide chlorhydrique) sont les mêmes que pour la réaction nucléale. Mais après oxydation périodique, le réactif de Schiff colore en rose pourpre les groupements 1-2 glycol oxydables et 1-hydroxy 2 amino-. Il peut colorer certains protides ou certains lipides. C'est pourquoi la coloration à l'Hématoxyline de la paroi plastidale de l'amidon est un critère nécessaire à la coloration. La coloration n'étant pas tout à fait spécifique, nous l'avons toujours vérifiée par le réactif iodé sur un matériel semblable.

e. — DÉTECTION DES TANNINS ET DES PIGMENTS ANTHOCYANIQUES. — Les tannins sont précipités sur les coupes de fixation au Regaud par le *bichromate de potassium*. Le précipité est coloré en *jaune, brun ou brun noir*. Les *sels ferriques* donnent avec ces tannins une *coloration noirâtre*.

Les vacuoles du *Drosera*, qui paraissent très réfringentes sur le vivant, peuvent présenter une coloration jaune ou rouge, due à des *pigments anthocyaniques* qui forment, avec les tannins, des *complexes colloïdaux d'adsorption*. On peut caractériser ces derniers par la méthode que préconise GUILLIERMOND (1931) : une *solution de caféine* à 0,01 % les précipite partiellement sous forme de granulations colorées, agitées de mouvements browniens.

Les auteurs attribuent généralement la formation, chez le *Drosera*, de précipités sous l'action de la caféine à la présence de protéines intravacuolaires (« corps albuminoïdes » de DE VRIES, 1886; « albumines actives » de BOKORNY, 1889; « formes instables d'albumines » de JANSSEN, 1920, de KOK, 1933, d'ARIZ et OUDMAN, 1937) et non à celle de tannins qui ne seraient que des « impuretés ». A notre avis, ces auteurs ne caractérisent pas les protéines d'une manière suffisante. Le réactif de Millon qu'ils emploient ne caractérise pas que les protéines mais aussi les tannins (composés phénoliques). D'autre part, l'acide acétique pur dissout *complètement* les précipités, contrairement aux affirmations de JANSSEN. Si l'acide dilué (10 %) ne les dissout que partiellement, c'est très probablement que sa diffusion dans les cellules

fortement tannifères est mauvaise, s'accompagnant de contractions cytoplasmiques dont les auteurs ne tiennent pas compte. Il en est de même pour l'action de l'alcool absolu et de l'alcool dilué.

Nous avons vérifié en outre que la caféine ne détermine de précipités *que dans les vacuoles tannifères*, ce qui distingue l'action de la caféine de celle des colorants vitaux. La solution de caféine est bien un *réactif spécifique* des solutions colloïdales de tannins et de pigments anthocyaniques.

E. — OBSERVATIONS ET COLORATIONS VITALES

1° L'observation vitale. — Elle est « le complément indispensable de la méthode de coloration après fixation... Elle nous permet, en effet, non seulement de contrôler les résultats obtenus par cette dernière, mais d'apprécier le mode d'action des fixateurs » (GUILLIERMOND).

Toutefois, cette méthode est imparfaite et demande beaucoup de discernement dans la préparation et le choix des *cellules favorables*. Nous avons effectué de nombreux essais sur des organes entiers tels que les premières feuilles avec leurs tentacules, matériel assez favorable, ou sur des coupes au rasoir à main, prélevées sur des apex ou des organes adultes. Aux cellules internes, nous avons préféré l'observation des *cellules épidermiques* mieux éclairées au microscope et en général mieux conservées. Nous plongeons immédiatement les coupes dans une goutte de liquide de Ringer, déposée sur une lame, et les recouvrons d'une lamelle en ayant soin de ne pas les écraser. L'examen au microscope se faisait sans attendre, à l'immersion.

Pour nous assurer qu'une cellule est vivante et non altérée, nous observions la faible réfringence du noyau et la régularité des mouvements de cyclose entraînant les granules lipidiques très réfringents. Au contraire, l'altération de la cellule et sa mort prochaine sont marquées par les mouvements browniens des inclusions cytoplasmiques de plus en plus fréquents, puis par leur arrêt.

L'observation vitale des cellules méristématiques de *Drosera* est quasi impossible par suite de la forte réfringence des vacuoles; la viscosité du cytoplasme ne permet d'ailleurs pas d'observer si les mouvements de cyclose existent. Celle des cellules adultes ou en voie de différenciation est plus aisée : on peut même observer les chondriosomes grisâtres qui se détachent nettement sur le fond de la vacuole liquide (pl. I, fig. 1).

L'observation vitale des vacuoles du *Drosera* ne nécessite généralement pas l'emploi de colorants vitaux : beaucoup de vacuoles sont colorées naturellement en rouge par des pigments anthocyaniques ou présentent une certaine réfringence que leur confèrent les tannins. De plus, les vacuoles des cellules jeunes non tannifères ont une grande réfringence, probablement à cause de leur grande teneur en protéines.

2° *Les colorations vitales.* — On y a recours quand les différences de réfringence entre les éléments cellulaires sont insuffisantes. Mais aussi pour s'assurer de l'exactitude des observations vitales directes, car certaines sont spécifiques.

Nous avons employé pour les vacuoles des solutions très diluées de *rouge neutre*, dans le liquide de Ringer. Les cellules les absorbent, quoique assez lentement, sans que cesse la cyclose. Dans les cellules méristématiques, où cette dernière n'est pas visible, la non-coloration du cytoplasme assure que la cellule n'est pas morte.

Nous avons essayé sans grand succès les colorants post-vitaux du chondriome, tels que le Vert Janus ou le Violet dahlia.

CHAPITRE II

SUR LA BIOLOGIE DU *DROSERA* ET SUR SON ACCLIMATATION

I. — BIOLOGIE DU « *DROSERA* »

Le *Drosera rotundifolia*, tout comme le *D. intermedia*, peut vivre cinq à six ans dans les *marécages tourbeux* qu'on trouve un peu partout en France, sauf dans la région méditerranéenne. Sa vie au milieu des Mousses et des Sphaignes imprime un cours particulier à sa croissance et à son développement. A la germination, d'une graine à peine visible à l'œil nu, dérive une plantule de quelques millimètres de longueur. La petite *racine séminale* qui avorte bientôt est remplacée par une première *racine adventive* qui naît plus tardivement à partir de l'épicotyle, au-dessus des premiers nœuds (1). A la fin de la première année, la jeune plante possède déjà sept à huit feuilles, mais ne dépasse guère un centimètre d'envergure. Au début de novembre, les ébauches foliaires, bourrées de grains d'amidon, forment un *bourgeon d'hiver* assez tardif. Enfoncé dans les Sphaignes, il passe les plus grands froids sans dommage. Lors du réchauffement printanier, il *s'allonge* dans les Sphaignes, souvent sans que les ébauches foliaires atteignent un développement complet. Ce n'est qu'en avril ou mai que les feuilles s'épanouissent vraiment. Le sommet de la plante parvenu au-dessus des Sphaignes qui prolifèrent moins avec la venue des chaleurs, la croissance du *Drosera* se modifie. La plante forme une *rosette* de feuilles qui grossit rapidement. La capture de nombreux petits insectes lui fournit un apport important de nourriture. Elle s'effectue grâce aux tentacules gluants des feuilles, qui se rabattent sur les proies (fig. 109 c). Une petite inflorescence, d'abord enroulée en crosse, la termine. Déroulée, elle ne possède guère qu'une ou deux fleurs. Le *bourgeon axillaire secondaire*, formé à la base de l'inflorescence, donnera par la suite une *nouvelle inflorescence terminale*, à fleurs plus nombreuses et, à sa base, un *bourgeon axillaire tertiaire*, et ainsi de suite. Un nouveau bourgeon d'hiver, plus gros, se forme en septembre-octobre. Au retour de conditions favorables, le pied prend de plus en plus d'ampleur, de même que les inflo-

(1) SCHMUCKER et LINNEMAN (1959) nous prêtent à tort (FAVARD, 1954) la naissance de cette racine adventive à partir de la base de l'hypocotyle. Il s'agit en réalité de la croissance de la racine séminale.

rescences qui se succèdent au cours de l'été (fig. 109 d). Généralement, une *inflorescence très ramifiée* termine le développement de la plante qui ne produit plus de bourgeons axillaires végétatifs. Pendant tout le temps du développement de la plante, la base du *Drosera* meurt et se décompose. Le *Drosera* se reproduit par graines et par bourgeonnement (tiges, feuilles, inflorescences). Nous avons aussi observé un cas de reproduction par tubercules.

II. — LES DIVERS STADES DE SON DÉVELOPPEMENT

En résumé, au cours de la vie du *Drosera*, nous avons pu distinguer les stades et les événements suivants de son développement :

- la formation de la graine;
- sa germination;
- l'avortement de la racine séminale;
- la jeune plante feuillée de première année;
- la naissance de racines adventives;
- la formation d'un bourgeon d'hiver;
- la plante de deuxième année, avec la phase allongement et la phase rosette;
- la formation de nouvelles racines adventives plus grosses;
- la formation de l'inflorescence et des fleurs;
- la formation d'un ou de deux bourgeons axillaires secondaires fonctionnels;
- de nouveaux bourgeons d'hiver plus gros;
- les années suivantes, grossissement de l'apex avec complications de structure de la tige feuillée, complications possibles de ses inflorescences et bourgeonnements des organes séparés de la plante.

III. — SON ACCLIMATATION

Nous nous sommes procuré le *D. intermedia* Hayne à l'étang du Roy, à Rambouillet, le *D. rotundifolia* L. sur le Plateau de la République, dans la Loire. Ensuite, nous nous sommes approvisionnée à Lessay (Manche) où l'on trouve abondamment ces deux espèces, ainsi que le *D. longifolia* et le *D. obovata*. Ces quatre espèces de *Drosera* sont les seules qui croissent en France. Le jardin du Muséum n'en possède pas, car elles sont d'acclimatation difficile.

Nos essais d'acclimatation ont porté sur les plantes adultes ou sur leurs graines. Nous les avons également reproduites par bouturage de feuilles. Plante de tourbières, le *Drosera* nécessite des conditions particulières de sol, d'humidité et de nutrition. Le milieu acide employé

a été la terre de bruyère ou, mieux encore, la terre tourbeuse recueillie avec les *Drosera* et maintenue constamment humide. En serres, les plantes ont été nourries avec du liquide de Knop dilué au quart où les sels de calcium sont remplacés par ceux d'ammonium. Pour pallier l'insuffisance d'humidité d'atmosphère, nous avons placé les cuves à *Drosera* sous des plaques de verre disposées 15 ou 20 cm au-dessus et sur lesquelles venait se condenser l'humidité. Pour éviter la stagnation du milieu et la propagation des moisissures, nous repiquions les plantes tous les six à huit mois, et quelquefois plus souvent encore, sur des milieux neufs. Nous avons ajouté un complément de lumière artificielle, l'éclairage naturel étant insuffisant. Nous avons ainsi obtenu des *Drosera* aux rosettes de feuilles abondantes, mais pas aussi grosses que dans la nature. Les conditions réalisées se sont par contre révélées insuffisantes pour un développement normal des fleurs. Nous avons obtenu des conditions plus proches des conditions naturelles dans le jardin de l'Ecole Normale Supérieure. Les pieds de *Drosera* entourés de Sphaignes ont été placés dans des cuves en porcelaine (1) au-dessus d'un bassin, réalisant ainsi l'atmosphère humide nécessaire. Les cuves, alignées sur une planche à une quarantaine de centimètres au-dessus de l'eau, sont légèrement ombragées par les longues feuilles des Iris d'eau, ce qui les protège de la chaleur excessive du plein soleil de l'été. Quand il ne pleut pas, l'arrosage se fait à l'eau distillée ou à l'eau de pluie de réserve, afin d'éviter la présence de calcaire des eaux parisiennes. Capturant de nombreux insectes, les *Drosera* sont devenus très prospères et de développement tout à fait normal. Ces expériences confirment les travaux de BEHRE (1929) et d'ODMAN (1936) sur l'importance de l'alimentation carnivore de *Drosera* (2).

(1) Nous avons évité d'utiliser des récipients en verre qui retiennent la chaleur solaire, de même que ceux en terre contenant du calcaire.

(2) Néanmoins, comme en serre, nous avons encore eu à lutter contre la stagnation du milieu, et contre des vers parasites des jeunes pousses.

CHAPITRE III

ÉTABLISSEMENT ET GENÈSE DES MÉRISTÈMES APICAUX A PARTIR DE L'ŒUF FÉCONDÉ

Chez le *Drosera*, les méristèmes apicaux peuvent être d'origines très différentes : ou bien ils s'établissent à *partir de cellules embryonnaires* lors de la formation et de la germination de la graine. Ou bien de nouveaux méristèmes peuvent apparaître plus tardivement. C'est le cas des *méristèmes axillaires des tiges* qui naissent par dédifférenciation de cellules dont la différenciation est quelque peu retardée. C'est le cas aussi des *méristèmes radiculaires* qui proviennent de la dédifférenciation de cellules déjà différenciées de la tige. Ou bien encore, des *néoformations de bourgeons* peuvent se produire à *partir de cellules adultes en survie*, plus ou moins détachées de la plante-mère. Enfin, les *régénérations apicales* ont lieu à partir de cellules relativement méristématiques, après ablation du sommet de la plante.

Le premier cas seul fait partie de ce chapitre. Il se rapporte à l'*embryogénèse végétale*. Chez les *Drosera*, l'embryogénèse est interrompue très tôt par la maturation de la graine, après la formation des cotylédons. Le méristème de la coiffe ne se forme qu'à la germination, ainsi que les premières feuilles. C'est pourquoi notre étude comprend la formation de la graine et sa germination.

I. — HISTORIQUE GÉNÉRAL

SOUEGES (1934), puis JOHANSEN (1950) ont déjà résumé l'historique de l'embryologie végétale. Nous nous servons de leurs publications pour dégager les lignes principales.

A. — LA CELLULE APICALE UNIQUE DE L'EMBRYON DES FILICALES ET DES GYMNOSPERMES

C'est au XIX^e siècle qu'AMICI (1823, 1830) et BRONGNIART (1827, 1828) étudièrent le phénomène de pollinisation et la germination du grain de pollen, tandis que HOFMEISTER (1847) et TULASNE découvrent l'origine exacte de l'embryon et les jeunes stades de la segmentation. HOF-

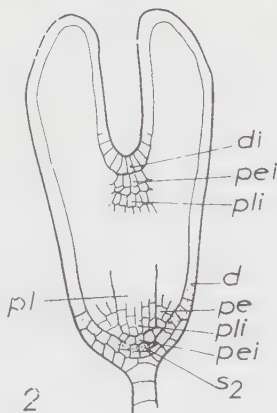
MEISTER pense retrouver dans l'embryon de diverses Gymnospermes l'initiale apicale unique découverte dans les apex des Filicales. Les cloisonnements successifs de cette cellule sommitale particulière seraient à l'origine des divers tissus caulinaires de l'embryon d'abord, puis de la plante adulte (1851). Cette conception géométrique de l'apex embryonnaire sera abandonnée au profit de celle de HANSTEIN, pour les Angiospermes au moins.

B. — LES TROIS HISTOGÈNES SUPERPOSÉS DE L'EMBRYON DES ANGIOSPERMES

HANSTEIN (1868, 1870) base sa théorie sur une étude histologique du proembryon et de l'embryon de *Capsella bursa-pastoris* et d'*Alisma plantago*, et d'une trentaine d'autres espèces. Ne disposant encore que d'une technique très rudimentaire des coupes, sans microtome ni blocs de paraffine, il établit cependant la notion de quadrants et d'octants,

FIG. 2.

Embryon de *Capsella Bursa-pastoris*. Schéma d'interprétation, d'après HANSTEIN, des apex caulinaire et radulaire. *di*, *pei*, *pli*, groupes d'initiales apicales superposées du dermatogène *d*, du périlème *pe*, et du plérome *pl*; *s2*, initiales axiales de la coiffe.



détermine les régions cotylédonnaires et hypocotylédonnaires, découvre le rôle et la fonction de l'hypophyse dans la construction de la région radulaire, et de l'épiphyse pour l'axe épicotylé. Il détermine donc la destinée des principales régions embryonnaires. Fait essentiel pour lui, trois histogènes ou feuilletts distincts superposés seraient responsables, chez l'embryon, de la formation des tissus adultes, à savoir : le dermatogène pour l'épiderme, le périlème pour le cortex et le plérome pour le cylindre central. A chacun de ces histogènes correspondrait un groupe d'initiales apicales axiales d'où chacun de ces feuilletts tirerait son origine (fig. 2).

Les principaux auteurs ultérieurs (HEGELMAIER, 1874; GUIGNARD, 1881), s'ils corrigent les erreurs histologiques de HANSTEIN relatives aux Monocotylédones ou aux Dicotylédones en poursuivant l'étude des genres et des familles, n'en acceptent pas moins la théorie. FLEISCHER

(1874), contrairement à HANSTEIN, fait remarquer les analogies entre Mono- et Dicotylédones mais, surtout, « il fait entrer dans la série des processus embryogéniques la genèse du point végétatif de la tige, avec l'apparition des premières feuilles et la constitution des premiers cordons fibro-vasculaires » (SOUEGES).

C. — LE MAINTIEN DE LA THÉORIE D'HANSTEIN EN EMBRYOLOGIE

A partir de 1895, commence l'étude *cytologique*. Elle touche à tous les phénomènes de l'origine de la graine : formation des grains de pollen et du sac embryonnaire, fécondation, développement de l'embryon, de l'albumen et des enveloppes de la graine, apomixie et polyembryonie. Mais, en embryogénèse, *l'étude cytologique se limite à celle des directions des figures mitotiques*. Ce qui importe aux embryologistes, c'est d'établir avant tout les *filiations cellulaires* et de reconnaître ainsi la *destinée* des cellules embryonnaires. Pourtant, les travaux de KOCH (1891) puis de SCHMIDT (1924) démontrent que les tissus ne proviennent pas, dans les points végétatifs adultes, de feuilletts spéciaux, mais de deux zones cyto-histologiquement différentes. Celles-ci ne correspondent aucunement aux « histogènes » (fig. 55 c), car les cellules ne sont pas prédestinées. Mais les embryologistes n'en continuent pas moins à rechercher l'origine embryonnaire des « trois histogènes ». *Ainsi reconnue inexacte pour le fonctionnement des points végétatifs adultes, la théorie de HANSTEIN n'en continue pas moins à être acceptée pour les apex embryonnaires*. Cependant, un travail énorme est accompli. On étudie la segmentation d'un nombre toujours croissant d'espèces, ce qui permet à SCHNARF (1929) de publier son *Embryologie der Angiospermen*, et à SOUEGES (1937, 1939) les *Lois d'embryologie* puis le *Système de classification des types embryologiques*.

D. — RETARD DE L'EMBRYOLOGIE ACTUELLE

Les théories du siècle dernier font toujours loi, bien que quelques études nouvelles, s'appuyant sur des méthodes neuves, les rejettent.

a) BHADURI, CRÉTÉ, NOLL et tant d'autres, sans oublier l'école hindoue, suivent la voie de SOUEGES et précisent les modes de développement embryonnaire établis par SOUEGES. Ils étudient essentiellement la mise en place des « cellules-mères des histogènes » et des « initiales » superposées des points végétatifs qui, selon HANSTEIN, doivent assurer la croissance de ces « histogènes », *mais ils ne vérifient pas si, à la suite du développement, la différenciation des tissus correspond au schéma de HANSTEIN*.

b) Certains auteurs reviennent même en arrière jusqu'à la théorie de l'*apicale unique pour les racines* et recherchent son apparition (« Zentralzelle ») à partir de l'embryon : GUTTENBERG (1947), GUTTENBERG et SCHADE (1951). Les divisions de cette cellule ne sont pas réellement observées, mais les auteurs étudient seulement ses probabilités de division dues à la position des membranes, l'activité de la zone centrale où elle se trouve étant reconnue comme très réduite.

c) JOHANSEN (1950), dans son ouvrage *Plant Embryology*, introduit bien la notion de *tunica* et de *corpus* de SCHMIDT (voir plus loin) pour les points végétatifs caulinaires, mais il les fait dériver des histogènes. Pour les points végétatifs radiculaires, il y aurait des feuilletts embryonnaires variables. Il se sert d'ailleurs de la nomenclature de SOUEGES, imprégnée de la théorie de HANSTEIN, qu'il admet donc implicitement. La question du passage de l'organisation d'un embryon jeune à celle d'un embryon ou d'une plantule plus complexe n'est toujours pas abordée dans les faits.

d) Pourtant, quelques auteurs se servent de l'apport de la théorie (*tunica-corpus*) de SCHMIDT ou de celle de SCHUEPP (1926) (*Kape-Körper*) pour l'étude de l'embryogénèse. Leurs études évolutives ne s'arrêtent pas à la mise en place des « initiales ». Elles comprennent aussi la suite des jeunes stades.

NAST (1941) note sur le *Juglans* la naissance du point végétatif radiculaire au-dessus du méristème de la coiffe qui participe également à la formation du cortex. L'individualisation d'un épicotyle méristématique n'apparaît qu'après, avec la différenciation de la moelle primordiale qui se fait avant celle du cortex. Ce n'est qu'assez tardivement, quand les cotylédons sont bien développés, que se forme un apex comprenant une *tunica* et un *corpus*.

Dans leurs travaux sur le *Phlox*, MILLER et WETMORE (1945) critiquent aussi bien la théorie de HANSTEIN que l'étude de SOUEGES (« Lack of exact uniformity of cell-lineage »). Ils notent la vacuolisation graduelle du cortex mettant en évidence un procambium axial (« procambial central core »), ce qui est assez rare. L'individualisation de la moelle est plus tardive et résulte de l'activité du point végétatif caulinaire au-dessus de ce procambium axial.

REEVE (1948) suit sur le *Pisum* la naissance de la *tunica* et du *corpus* à partir de petites cellules de l'épicotyle. Elle note l'origine commune de la stèle, du cortex et de la coiffe dans le méristème de la racine (« generative meristem ») qui naît plus tard, contrairement au *Juglans*.

Ces trois études sont intéressantes par leur manière d'envisager la naissance des méristèmes caulinaires et radiculaires. Celle-ci est due non pas à la mise en place des « initiales » des trois « histogènes », mais à la capacité de certaines cellules de conserver des propriétés méristématiques quand d'autres régions commencent à se différencier.

Des études équivalentes sont faites pour des Gymnospermes par ALLEN (1946, 1947 *a*, 1947 *b*) sur le *Pseudotsuga*, et par SPURR (1949) sur le *Pinus strobus*.

e) Comme pour les points végétatifs adultes (voir plus loin), on commence à s'inquiéter de l'activité réelle des « initiales axiales », mais seulement lors de la formation des méristèmes radiculaires. STERLING (1955) apporte une idée intéressante sur le mode de formation, chez la fève, d'un méristème radiculaire assez gros : celui-ci développe dès le début « une zone focale peu active », entourée de cellules euméristématiques. De même, CLOWES (1958) montre, par l'emploi de substances et synthèses radio-actives, que chez la *Sinapis*, si dans la graine mûre la racine primaire n'a pas de « quiescent centre » au pôle des histogènes de la stèle et du cortex, celui-ci apparaît à la germination.

f) Enfin, tout dernièrement, quelques études cytologiques plus poussées sont données de l'embryogénèse.

FAVRE-DUCHATRE (1956) étudie la dédifférenciation cytologique d'une partie de l'embryon cœnocytique puis pluricellulaire du *Ginkgo biloba*. La région méristématique qui en résulte par prolifération plus intense des cellules se scinde ensuite en deux, donnant d'un côté la racine, de l'autre la gemmule et les cotylédons, tandis qu'une partie se parenchymatise.

RONDET (1957) suit l'évolution cytologique de l'embryon de *Lens culinaris* à partir de l'œuf fécondé et rend compte de l'individualisation du méristème apical également par dédifférenciation, mais bientôt suivie de redifférenciation. Il est intéressant de voir que la structure apicale est ici encore homogène lors de sa naissance et qu'elle diffère foncièrement de la structure adulte habituelle des points végétatifs, donnée par l'étude cytologique, zone apicale axiale moins méristématique que la zone latérale, que ce soit par les protagonistes de l'initiation apicale ou par ceux de l'anneau initial latéral (voir plus loin). Cette étude n'est pas sans ressemblances avec celle que nous avons faite sur le *Drosera*.

E. — CONCLUSIONS :

TENDANCE NOUVELLE ET PROBLÈMES A RÉSOUDRE

1° Les embryologistes limitent généralement leurs études précises aux premiers stades embryonnaires. Des lacunes existent ainsi entre ces premiers stades et les stades adultes, en particulier sur la progression de la différenciation cellulaire et sur les modes de fonctionnement apical, tant caulinaire que radiculaire. Ces lacunes proviennent sans doute de l'acceptation de la théorie des « histogènes » en embryologie, alors que lorsqu'il s'agit de la croissance en longueur des organes développés, les botanistes l'ont depuis longtemps abandonnée.

2° *La tendance nouvelle* cherche à combler ce vide par une étude cytologique et histologique *évolutive* de l'embryogénèse *sensu stricto*, et de la croissance qui se poursuit au cours des périodes post-embryonnaires. Elle tend à montrer que pas plus chez l'embryon que chez l'adulte, la théorie des histogènes ne peut s'appliquer à toutes les organisations apicales. Au point de vue cytologique, on commence à étudier la fréquence des mitoses, mais pas assez de précision n'est donnée sur l'évolution des structures cellulaires rendant compte de l'activité des cellules, à part les deux études nouvelles signalées plus haut.

3° Les problèmes suivants ont besoin d'être mieux éclaircis; ce sont :

a) Ceux posés par l'évolution de la structure apicale depuis sa genèse jusqu'au stade adulte. L'organisation apicale embryonnaire diffère-t-elle foncièrement de l'organisation adulte, et quelles sont les répercussions théoriques éventuelles ?

b) Ceux posés par le mode de succession des phénomènes d'organogénèse embryonnaire et leur liaison avec les phénomènes de différenciation et de dédifférenciation.

II. — HISTORIQUE SE RÉFÉRANT AU « DROSERA »

L'étude du *Drosera* entre dans le cadre restreint auquel conduit l'application de la théorie des histogènes et l'étude exclusive des filiations cellulaires.

SOUEGES (1936) établit le mode de segmentation de l'œuf du *Drosera rotundifolia* et la destinée des trois premières cellules embryonnaires. Il arrête son étude à l'établissement des histogènes et des « initiales apicales ». Il ne fait que mentionner le développement tardif de la coiffe à partir des *cellules hypophysaires externes* et l'avortement précoce de la racine séminale.

VENKATASUBBAN (1950) étudie la structure particulière de l'ovule et la formation de l'albumen chez le *D. Burmanni*. NARASIMHACHAR (1951) suit le développement embryonnaire du *D. indica*. TARABAI V. PATANKAR (1956) reprend l'étude de *D. Burmanni*. Il établit la formation du sac embryonnaire, étudie la fécondation, le développement de la graine et de l'embryon. Ce développement correspond à celui du *D. indica* ainsi qu'à celui du *D. rotundifolia* établi par SOUEGES. Son étude histologique est moins schématique que celle de SOUEGES, car les figures nucléaires sont reproduites. Le développement est suivi ici jusqu'à l'initiation des cotylédons.

KILLIAN (1925) distingue deux axes différents, les axes hypocotylé et radiculaire, lors du développement post-embryonnaire du *D. rotundifolia*.

III. — MÉTHODES ET TECHNIQUES PARTICULIÈRES

La fixation des graines se fait sur des sections assez épaisses d'ovaires tant que les ovules sont encore trop petits et trop fragiles. Dès que les graines deviennent assez fermes, on les fixe après les avoir détachées de la paroi ovarienne pour faciliter la pénétration du fixateur. L'inclusion définitive se fait sous la loupe binoculaire; les graines et les ovules, détachés dans le bain de paraffine, sont alignés parallèlement les uns aux autres de manière à pouvoir être coupés ensemble au microtome.

La fixation des jeunes germinations à la levée doit comporter nécessairement le sectionnement d'une partie des organes à cause de l'apparition de la cuticule.

La printanisation (1) *préalable des graines* récoltées en été est nécessaire quand on veut les faire germer dans la même année, les graines non traitées ne germant qu'au printemps suivant. Les graines, mouillées au préalable, sont semées sur du coton humide dans des boîtes de Pétri, puis placées dans un réfrigérateur à 0°. Les graines sèches ne se printanisent pas. Il faut donc vérifier de temps en temps l'humidité du coton, car l'atmosphère du réfrigérateur est desséchante. On sort chaque semaine une boîte et on la soumet à des conditions favorables à la germination. On fait en même temps un semis témoin de graines non traitées. On note le pourcentage de germinations dans chaque boîte. Nous n'avons obtenu ainsi un pourcentage appréciable de germinations (50 à 70 %) qu'au bout de 2 à 3 mois de printanisation. Dans la nature, ce pourcentage est de 98 %.

IV. — ÉTUDE DE LA FORMATION DE LA GRAINE DE « DROSERA »

La formation de la graine chez le *Drosera* est déjà assez connue au point de vue histologique. Mais les auteurs ont négligé les phénomènes d'organogénèse embryonnaire, sur lesquels nous insisterons ainsi que sur l'étude cytologique, pour laquelle aucune recherche n'a encore été entreprise.

(1) Ce terme s'applique initialement, et au sens propre, au traitement du Blé d'hiver pour pouvoir l'employer comme Blé de printemps, et de là, à tout traitement par le froid ou le chaud qui abrège la phase initiale du développement.

A. — ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Cette étude se rapporte au *D. rotundifolia*, mais les faits ne diffèrent guère chez le *D. intermedia* dont seuls les téguments ont un développement différent.

1° *Les particularités de l'ovule mûr.* — L'ovaire du *D. rotundifolia*, comme celui du *D. intermedia*, renferme une multitude de petits ovules anatropes.

L'ovule mûr (fig. 3) comprend les deux assises du tégument externe, (*te*), puis les deux autres du tégument interne (*ti*) qui s'élargissent au niveau du micropyle (*m*) à l'extrémité du nucelle (*nu*). L'assise externe du nucelle s'est transformée en un tissu épais et vacuolisé, tandis que le nucelle central est formé de plusieurs files de petites cellules allongées. Le nucelle est relié au funicule par une région de petites cellules à cytoplasme dense. Au sommet du nucelle, le sac embryonnaire (*se*), à grosses vacuoles, est formé de deux synergides (*sg*) et de l'oosphère (*o*) à l'une des extrémités, tandis qu'à l'autre se trouvent les trois antipodes (*a*).

Deux noyaux secondaires (*ns*), à très gros nucléoles, se trouvent entre les deux extrémités. Ils vont fusionner entre eux puis avec un gamète mâle. Cette description de l'ovule correspond à celle du *D. Burmanni*.

2° *L'organogénèse embryonnaire.* — La segmentation de l'œuf fécondé (fig. 4) donne naissance à un *embryon allongé* (fig. 5 a et b). Les cellules du côté du micropyle forment le *suspenseur* (*s*). Celles de l'autre extrémité (*l* et *l'*) vont former la masse de l'*embryon sphérique*, tandis que les cellules intermédiaires (*h* et *h'*) constituent sa

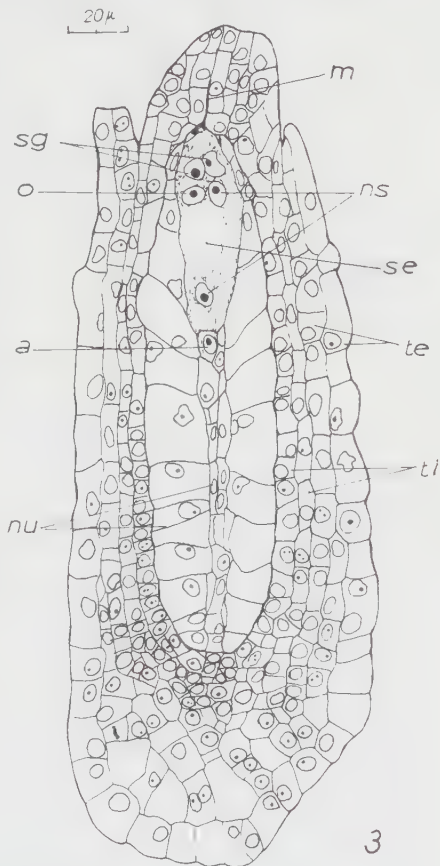


FIG. 3. — Ovule anatrope mûr du *D. rotundifolia*. Coupe longitudinale axiale. *se*, sac embryonnaire; *o*, oosphère; *ns*, noyaux secondaires; *sg*, synergides; *a*, une des antipodes; *nu*, nucelle; *te*, tégument externe; *ti*, tégument interne; *m*, micropyle. (Navachine-Hématoxyline.)

base ou *hypophyse* (fig. 6). Les cellules hypophysaires, comme celles du suspenseur, se divisent moins que les autres cellules de l'embryon.

L'élargissement de l'embryon sphérique se fait par de nombreuses divisions cellulaires. L'apex ou *épiphyse* (l) s'aplatit, tandis que l'embryon s'accroît dans deux directions opposées uniquement par *croissance horizontale*. Il construit ainsi les futurs soubassements des cotylédons (*fcot*) (fig. 7 et 8 a et b).

L'épiderme (*ae*), à divisions uniquement anticlines, est déjà indivi-

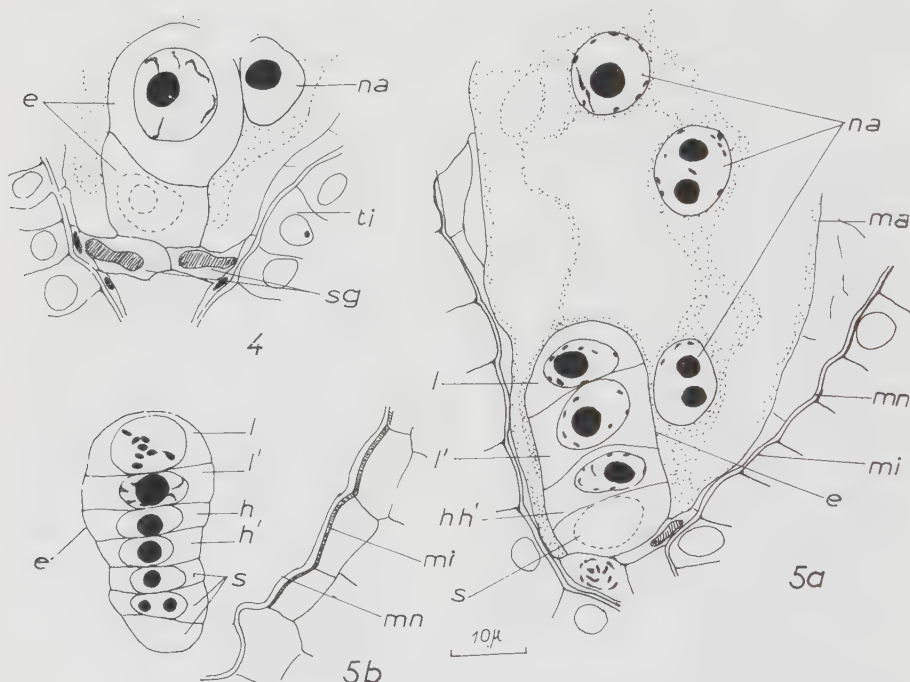


FIG. 4. — Embryon bicellulaire *e* du *D. rotundifolia*, à très gros nucléoles, surtout celui de la cellule supérieure. *na*, un des noyaux de l'albumen. (Navachine-Hématoxyline.)

FIG. 5. — Embryon allongé du *D. rotundifolia*. **a)** tétracellulaire; **b)** à 7 cellules. Les deux cellules supérieures (*l + l'*) vont construire l'apex et l'axe embryonnaire, *h + h'*, l'hypophyse, *s*, le suspenseur. *na*, noyaux en division active construisant l'albumen cœnocytique. Début de l'épaississement de la membrane *mi* du tégument interne; *mn*, membrane du nucelle; *ma*, celle de l'ancien sac embryonnaire transformé en albumen. (Navachine-Hématoxyline.)

dualisé dans l'embryon sphérique, et c'est à partir de *divisions péri-clines ou obliques de cellules sous-épidermiques* (*ase*) appartenant aux deux accroissements opposés précédents que se fait *l'initiation des cotylédons* (fig. 9). L'axe hypocotylé (*l'*) commence déjà à s'accroître en hauteur, indépendamment des cellules de l'hypophyse. L'érection des cotylédons s'accompagne au début d'*accroissement horizontal*, encore dans deux directions opposées, des cellules apicales non entraî-

nées par la surrection des cotylédons. Ces cellules qui se divisent relativement peu forment l'épicotyle (*ep*) réduit à deux assises tunicales (fig. 10). Par contre, chez le *D. intermedia*, ont lieu déjà les premières divisions axiales de dédoublement de la deuxième assise

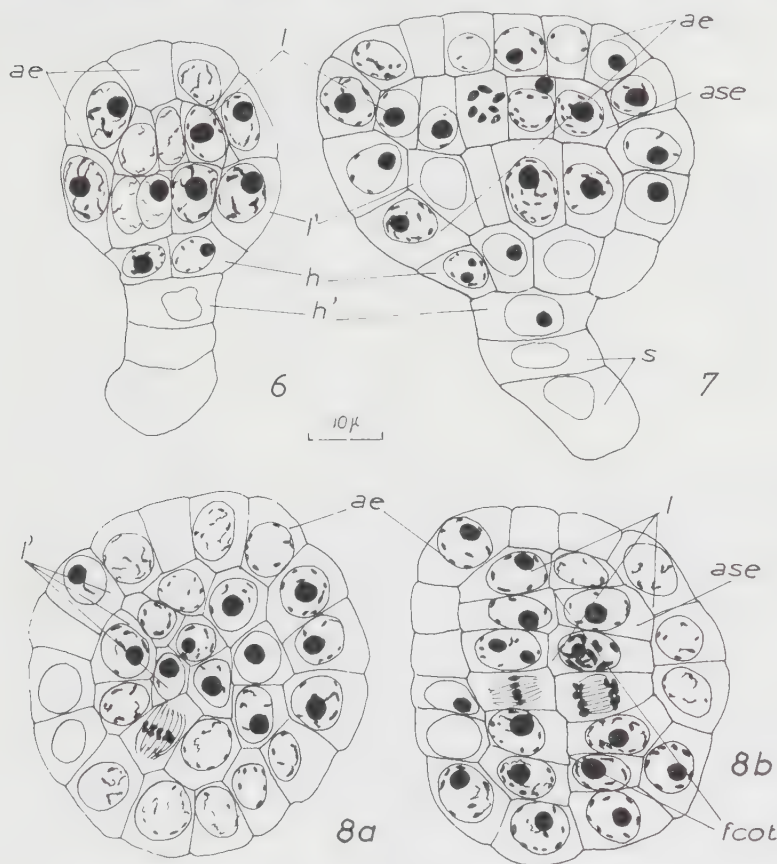


FIG. 6. — Embryon sphérique au début de son aplatissement chez le *D. rotundifolia*. Individualisation de l'assise épidermique *ae*. Apex *l*; axe primordial *l'*. (Navachine-Hématoxyline.)

FIG. 7. — Embryon aplati en croissance horizontale du *D. rotundifolia*. Coupe longitudinale axiale. La division des cellules *h* a été suivie de celle de *h'*. *ase*, deuxième assise tunicale. (Navachine-Hématoxyline.)

FIG. 8. — *Idem*, en coupes transversales. **a)** au niveau de l'axe primordial *l'*; **b)** au niveau de l'assise sous-épidermique *ase*, montrant la croissance horizontale de l'apex *l* dans deux directions opposées (*fcot*), avant l'initiation des cotylédons. (Navachine-Hématoxyline.)

tunicale (fig. 18 e). A ce stade, les cellules de l'hypophyse (*hy*) ont déjà achevé leurs divisions. Par la suite, seule la croissance des cotylédons et de l'axe hypocotylé se poursuit, tandis que des matières de réserves commencent à apparaître dans les cellules de l'embryon. La

maturation de la graine arrête là le développement de l'embryon, avant toute initiation foliaire.

Ce qui caractérise finalement ce développement, c'est une *organisation très précoce*, alors que le nombre des cellules de l'embryon est

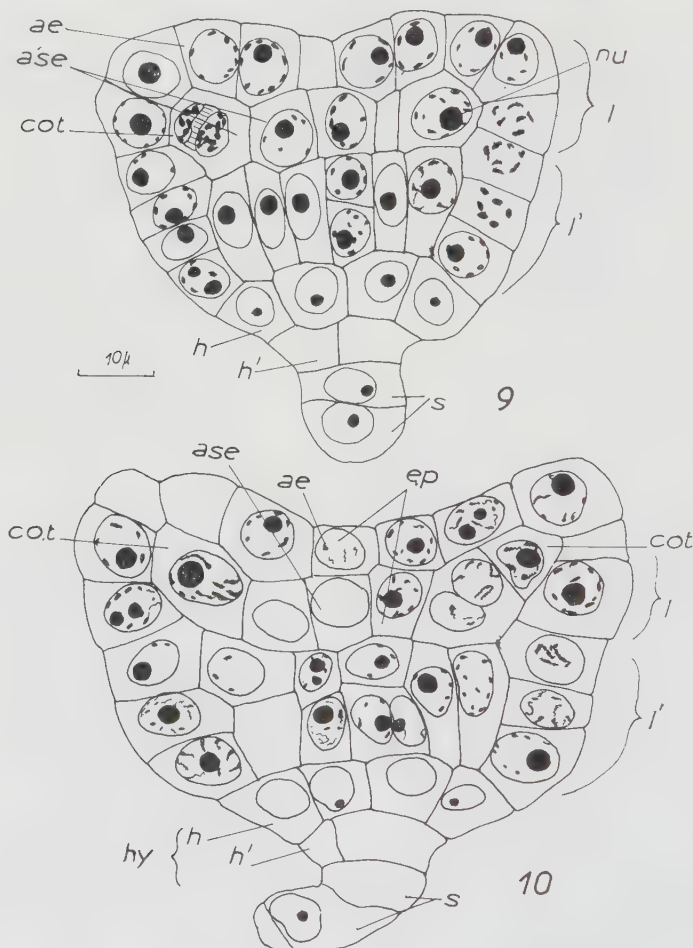


FIG. 9. — Initiation des cotylédons *cot* chez le *D. rotundifolia* : division péricleine de l'assise sous-épidermique *ase*, précédée du grossissement du nucléole *nu*. (Navachine-Hématoxyline.)

FIG. 10. — Surrrection oblique des primordiums cotylédonnaires *cot* du *D. rotundifolia* et croissance de l'axe hypocotylé *l'*. Pas encore de distinction d'un méristème radiculaire. Méristème apical ou épicotyle *ep*, réduit à deux assises tunicales *ae* et *ase*. Hypophyse *hy* (*h* + *h'*) déjà constituée. (Navachine-Hématoxyline.)

encore minime. Dans de telles conditions, on comprend qu'il n'y ait place pour un *procambrium* ni dans l'axe hypocotylé, ni dans les cotylédons réduits à une épaisseur de trois à quatre cellules. L'organisation embryonnaire est encore *très rudimentaire*.

3° Le développement de l'albumen et des enveloppes de la graine.

— Il rappelle beaucoup celui décrit par TARA BAI V. PATANKAR (1956) pour le *D. Burmanni*. L'albumen du *D. rotundifolia* se développe rapidement à partir du cytoplasme très vacuolisé du sac embryonnaire et des nombreuses divisions du noyau-albumen triploïde (pl. V, fig. 1). Il s'accroît aux dépens des tissus du nucelle, généralement jusqu'aux

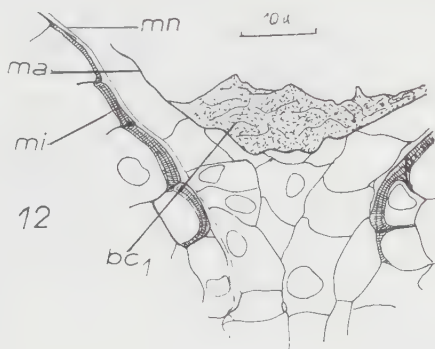
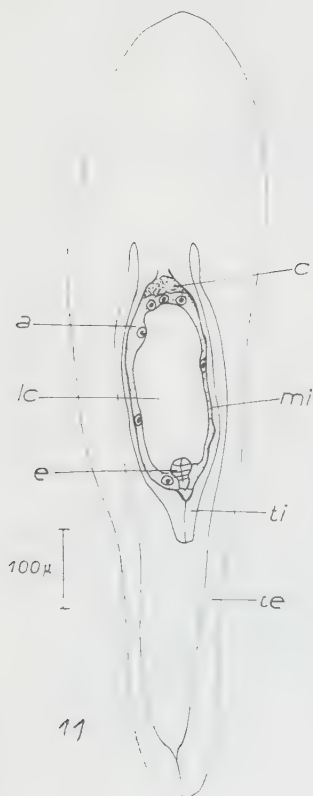


FIG. 12. — *Idem*. Épaississement des membranes dans la région de la chalaze. Début de sclérisation des parois internes (*mi*) du tégument interne des deux côtés de la chalaze où l'albumen cœnocytique sécrète un bouchon cellulosique *bc*, *ma*, membrane de l'ancien sac embryonnaire, *mn*, celle du nucelle digéré. (Regaud-Mac Manus-Hématoxyline.)

FIG. 11. — Développement de l'albumen et des enveloppes de la graine du *D. rotundifolia*. Albumen cœnocytique périphérique *a* avec grande lacune centrale *lc*. *te*, tégument externe en forme d'ailes; *ti*, tégument interne; *e*, embryon; *c*, région de la chalaze. (Regaud-Mac Manus-Hématoxyline.)

parois du tégument interne (fig. 5 a et pl. V, fig. 3). Les noyaux dispersés se répartissent alors autour de la cavité accrue de l'ancien sac embryonnaire (fig. 11) et entourent l'embryon. Ceux de la région de la *chalaze* sont entourés d'un cytoplasme plus dense : ce dernier élabore très tôt des épaississements cellulotiques, formant comme un bouchon entre les parois lignifiées de l'intine (fig. 12). Le cytoplasme pariétal augmente de volume en se vacuolisant davantage aux dépens de la lacune centrale (*lc*) qui se rétrécit, puis il se cloisonne (membranes très fines). Les cellules uninucléées qui en résultent ont d'énormes nucléoles, de 3 à 4,5 μ . de diamètre (fig. 13). Elles se divisent activement malgré une amylogénèse intense (pl. V, fig. 5) et finissent par occuper toute la lacune centrale (fig. 13 et 14). Celles de la région

voisine de l'embryon (*re*) ont des mitoses plus nombreuses (avec un nombre de chromosomes variant de 28 à 30) et un cytoplasme plus dense. Elles resteront plus méristématiques que celles de la masse de l'albumen et serviront en partie à l'alimentation de l'embryon en formation, l'élaboration des matières de réserves (amidon et pro-

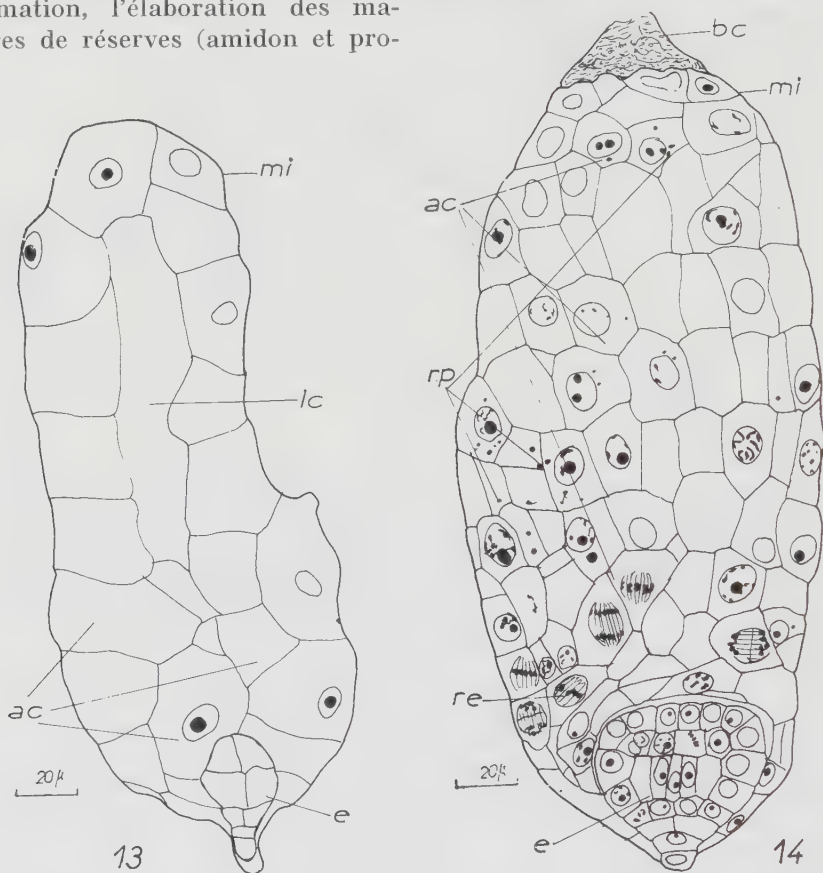


FIG. 13. — *Idem*. Marche du recloisonnement de l'albumen cloisonné *ac* avec réduction de la lacune centrale *lc*. (Regaud-Hématoxyline.)

FIG. 14. — *Idem*. Apparition des premières réserves protéiques *rp* dans les cellules de l'albumen *ac* encore en voie de division, plus active dans la région péri-embryonnaire *re*. (Navachine-Hématoxyline.)

téines) y étant plus tardive (fig. 14). Cette dernière se poursuit après l'arrêt des divisions cellulaires jusqu'à la maturation de la graine.

La *sclérification* des parois internes de l'intine (parfois également les médianes comme chez le *D. Burmanni*, mais alors seulement du côté de la chalaze) commence très tôt, au stade de l'albumen cœnocytique, alors que l'embryon est encore allongé, d'abord de chaque côté de la région de la chalaze (fig. 12, *mi*). Elle gagne rapidement tout le tour de l'albumen encore cœnocytique, à l'exception de la région de la

chalaze dépourvue d'intine (fig. 11). C'est dans cette région qu'ont lieu en même temps les épaisissements (*bc1*) de la membrane (*ma*) de l'ancien sac embryonnaire transformé en albumen (fig. 12), puis ceux des cellules de l'albumen qui s'y forment (fig. 15). Ces épaisisse-

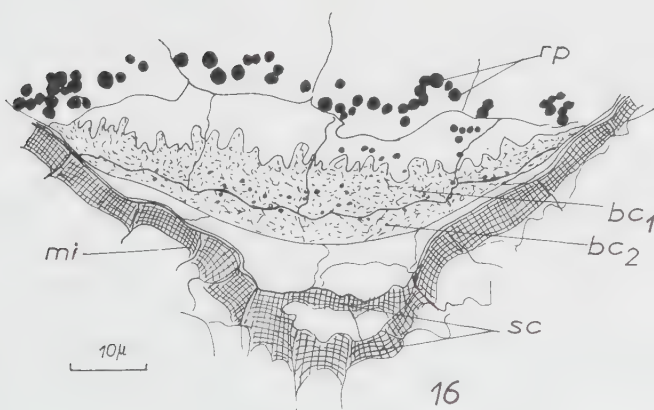


FIG. 15. — *Idem*. Evolution de la région active de la chalaze, atteinte la dernière par la formation des réserves amylacées *ra* et protéiques *rp*. Epaisissements celluloseux *bc1* des cellules de l'albumen cloisonné. *bc2*, bouchon celluloseux sécrété par l'albumen cœnocytaire. (Regaud-Mac Manus-Hématoxyline.)

FIG. 16. — Même région à la fin de son activité. La sclérification des membranes *mi* s'étend aux cellules de raccordement en *sc*. (Regaud-Hématoxyline.)

ments demeurent *celluloseux*, comme le prouve leur coloration par la méthode de Mac Manus, ou la coloration verte que leur donne le mélange Safranine-Vert lumière, alors que la lignine des parois de l'intine, non colorée par la méthode de Mac Manus, est colorée en rouge par la Safranine. Bien que très importants (de l'ordre de 10 à 15 μ), ils sont traversés par des prolongements cytoplasmiques assez

gros, souvent mal fixés, allant s'amincissant vers la périphérie de la membrane (pl. V, fig. 2). *Les cellules de cette région de la chalaze déterminent ainsi une zone d'échanges entre l'albumen et la plante mère.* Un peu avant la maturation de la graine, la sclérification s'étend dans cette région aux cellules extérieures à l'albumen, raccordant finalement les deux branches de l'intine (fig. 16). L'évolution du tégument externe est différente pour les deux espèces de *Drosera*. Ce tégument comprend un tissu lâche en forme d'ailes pour le *D. rotundifolia* (fig. 11), tandis qu'il émet très tôt des poils lui donnant un aspect rugueux pour le *D. intermedia*.

B. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE

Les principales variations étudiées sur les fixations de Regaud concernent les dimensions des nucléoles, les grains d'amidon et les vacuoles.

1° *L'évolution générale du chondriome de l'embryon.* — Une critique sévère de nos fixations de Regaud s'impose, comme nous l'avons déjà dit. Pour les premiers stades embryonnaires, la pénétration du fixateur ne se fait, et mal, que par les parois de l'ovaire sectionné, et non directement par les ovules. Beaucoup de fixations sont altérées, les autres difficiles à différencier, les chondriosomes étant faiblement chromophiles, et quelque doute subsiste quant à l'absence de chondriocentes allongés. A partir du stade de l'embryon sphérique, la pénétration du fixateur se fait mieux pour les jeunes graines détachées de l'ovaire, et le chondriome est plus distinct en général, sauf dans les derniers stades.

Compte tenu des irrégularités précédentes, l'étude cytologique évolutive de l'embryon de *Drosera* nous a permis de *distinguer dès le début*, dans l'œuf fécondé et dans les premiers stades de la segmentation, un *chondriome banal* et des *leucoplastes amyliifères* (pl. III, fig. 1 et 2). Par la suite, il n'est plus possible de distinguer ces deux catégories de constituants dans le méristème apical embryonnaire (pl. III, fig. 3 et 6; pl. IV, fig. 1), à quelques rares exceptions près où de minuscules grains d'amidon existent encore dans les cellules apicales, chez le *D. intermedia*, par exemple (pl. III, fig. 4). Ces premiers stades manquaient à GUILLIERMOND (1934). Depuis lors, nous ne connaissons sur ce sujet que l'étude de RONDET (1957) relative au *Lens culinaris*.

2° *Antagonisme entre les phénomènes de dédifférenciation et de différenciation, dans les processus d'organogénèse embryonnaire.* — Cet antagonisme permet de distinguer les faits caractéristiques suivants :

a) L'individualisation de la *région basale de l'embryon* (hypophyse $h + h'$ et suspenseur s) se réalise très tôt par l'apparition de caractères

généraux moins méristématiques, déjà chez l'embryon allongé (pl. III, fig. 2) : réduction de la taille des nucléoles, vacuolisation, amylogénèse. Elle souligne ainsi *le ralentissement précoce de la croissance de cette partie de l'embryon* qui se poursuit aux stades suivants (pl. III, fig. 3, 5 et 6), puis son arrêt (pl. : IV, fig. 1), en même temps qu'un arrêt de la différenciation cellulaire. La destinée de cette région ne se précisera qu'après la germination de la graine (formation de la coiffe).

b) Par contre, le maintien et parfois une légère accentuation des caractères méristématiques des cellules (perte d'amidon) marquent *la genèse précoce de l'axe primaire de l'embryon* (pl. III, fig. 3).

c) *L'organogénèse des cotylédons* en organes de réserves est soulignée par des phénomènes de dédifférenciation (grossissement nucléolaire), accompagnés de différenciation peu accentuée (amylogénèse, vacuolisation plus grande) dans les initiums-primordiums cotylédonnaires (*cot*) (pl. IV, fig. 1). Elle a lieu après que la différenciation commençante de l'axe ait gagné les deux côtés du méristème apical (*ma*) en croissance horizontale (comparer pl. III, fig. 6 et pl. IV, fig. 1). Ces phénomènes contrastent avec ceux de l'organogénèse foliaire plus évoluée où le jeune primordium accuse des phénomènes de dédifférenciation plus poussés. Privés de système conducteur, les cotylédons ne forment que de simples expansions enserrant un apex réduit, dépourvu de *corpus*.

d) Les phénomènes de différenciation cytoplasmique précédents (amylogénèse, vacuolisation plus grande augmentant le paraplasme) épargnent le prodesmogène axial (*pd*) et les cellules apicales formant l'épicotyle (*ep*) qui gardent un chondriome fin et des vacuoles réduites, malgré le ralentissement des mitoses (pl. IV, fig. 1).

3° *Phénomènes illustrant la différenciation de l'embryon et l'approche de la vie ralentie.* — Au cours du développement embryonnaire, nous avons pu mettre en évidence (fig. 17, A B C et D) :

a) *Une amylogénèse précoce* et intense (B, C et D) qui, plus que le système vacuolaire peut-être en partie contracté après fixation, nous a permis de déceler à son début *la différenciation cytologique de l'axe primordial* (B) et *l'individualisation de ses tissus* (C et D) : prodesmogène axial (*pd*), assise périaxiale ou endodermique (*ap*), écorce (*ec*), assise externe (*ae*) (voir également pl. IV, fig. 1).

b) *Une réduction généralisée des volumes nucléolaires*, comme chez le *Lens culinaris* (RONDET, 1957). Partant de nucléoles variant de 3 à 3,5 μ de diamètre (pl. III, fig. 1; fig. 17 A), cette régression générale qui aboutit à des diamètres nucléolaires de 1 à 2 μ (fig. 17 D) ne trouve d'exception que pour une légère augmentation du diamètre nucléolaire, soit lors de l'initiation cotylédonnaire (2,5 à 2,8 μ ; pl. IV,

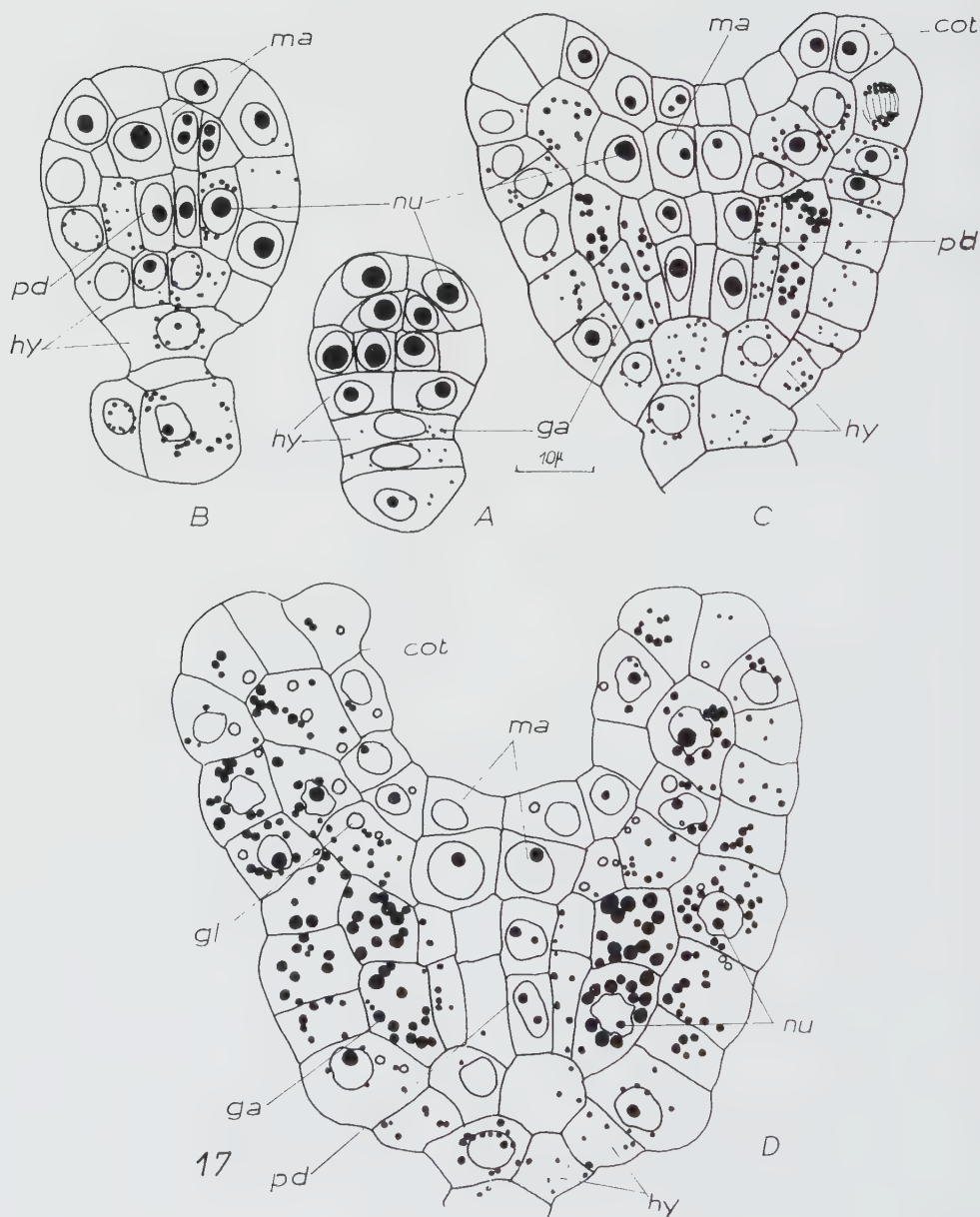


Fig. 17. — Comparaison de la taille des nucléoles *nu* ainsi que des grains d'amidon *ga* formés dans les chondriocotes au cours du développement embryonnaire du *D. rotundifolia*. **A**) Embryon sphérique. **B**) Embryon aplati. **C**) Lors de l'érection des cotylédons *cot*. **D**) Au stade de prématurité, avec de gros globoïdes *gl* déjà dans les vacuoles. Régression généralisée des volumes nucléolaires et intensification de l'amylogénèse avec le début de la différenciation (**B** et **C**) et l'approche de la vie ralentie (**D**). Méristème apical *ma* et prodesmogène *pd*, dépourvus d'amidon : hypophyse *hy*, amylière. (Regaud-Mac Manus-Hématoxyline.)

fig. 1), soit lors de la croissance de l'hypocotyle (2 à 2,5 μ : fig. 17 C). La diminution des volumes des nucléoles s'accroît pendant la formation des réserves dans les vacuoles (fig. 17 D). De sorte que la perte de substance nucléolaire semble caractériser l'approche de la vie ralentie.

4° Cas de l'albumen. — Bien que la segmentation du proembryon soit assez lente par rapport aux nombreuses divisions des noyaux de l'albumen cœnoctyque, ce dernier n'en contient pas moins de nombreux plastes amylofères (*la*) déjà présents, à peine différenciés, dans le sac embryonnaire (pl. V, fig. 1), et de nombreuses vacuoles plus ou moins petites (pl. V, fig. 2 et 3).

L'amylogénèse s'intensifie (pl. V, fig. 5 et 6) dans l'albumen cloisonné (fig. 14, *ac*), là où les mitoses sont moins fréquentes et les vacuoles encore grandes. Elle s'accompagne bientôt de la *concentration des vacuoles en protéines sidérophiles* qui précipitent à la fixation sous forme de grains arrondis, colorables par le *Bleu de méthylène*, mais non par le Soudan (pl. V, fig. 6, *gp*). Les *plastes amylofères* (*pa*) grossissent énormément et finissent par occuper la place des grandes vacuoles. A ce stade, il n'y a plus de divisions cellulaires, mais les nucléoles, sans atteindre les 4,5 μ du début (pl. V, fig. 1), sont encore gros (3,5 μ de diamètre environ) dans les noyaux lobés des cellules qui augmentent de taille. L'amylogénèse et la protéogénèse se poursuivent encore jusqu'à la maturation de la graine. *Une réduction généralisée des volumes nucléolaires* a donc lieu dans l'albumen comme dans l'embryon, mais elle est moins sensible lors de la formation des matières de réserves. Finalement, les noyaux de l'albumen dégénèrent par pycnose (1), sauf ceux de la région de la chalaze ou de la région périembryonnaire latérale. Ces derniers ébauchent souvent un début de prophase que l'on retrouve dans la graine humide printanisée (action du froid), avant la germination. De telles structures nucléaires lors de la vie ralentie ont déjà été signalées chez l'*Allium cepa* (GENÈVES, 1957).

5° Les transformations cytologiques précédant la maturation de la graine. — *Avant la maturation de la graine*, l'embryon subit des modifications cytologiques surtout en rapport avec la formation de grains d'aleurone. Il est important de les étudier car on les retrouve à la germination de la graine.

I. — LA FORMATION PRÉCOCE DES GRAINS D'ALEURONE. — Comme pour l'embryon de Blé étudié par GUILLIERMOND (1908-1909), ou celui du Ricin (BEAUVÉRIE, 1907), les *globoides* apparaissent les premiers dans les petites vacuoles de l'embryon du *Drosera* (pl. IV, fig. 1) qui ne subissent guère de morcellement supplémentaire. Ils ne sont pas colorés par l'Hématoxyline ferrique. Mais le *Rouge de ruthénium*, dont la

(1) Les noyaux en voie de dégénérescence prennent une coloration uniformément verte (probablement DNA) par la méthode de BRACHET (Pyronine-Vert de méthyle).

réaction caractéristique est signalée par GUILLIERMOND, les colore électivement en rouge. Ils sont visibles sur le vivant sous forme de sphérules peu réfringents (voir plus loin). Peu après leur apparition, on observe dans les vacuoles des *précipités sidérophiles*, colorables par le *Bleu de méthylène* ou la *Safranine* et qui correspondent très probablement à des *protéines*. Ces précipités sont arrondis, entourent parfois des globoïdes ou forment des lunules à la périphérie des vacuoles (pl. IV, fig. 6 et 7); ils sont dus à la fixation, car ils n'existent pas sur le vivant. *La coloration vitale au Rouge neutre* d'une cellule cotylédonnaire, par exemple, provoque également leur *précipitation en un granule rouge orangé* dans le fond rose pâle de la vacuole presque entièrement occupée par un *énorme globoïde* incolore, peu réfringent (pl. IV, fig. 2). La taille des globoïdes peut atteindre en effet jusqu'à 5 μ de diamètre. *Les globoïdes sont répartis dans tout l'embryon sauf dans l'hypophyse et le suspenseur*, où les vacuoles ne contiennent que des réserves protéiques (pl. IV, fig. 5).

L'hypophyse se distingue à nouveau des autres régions de l'embryon par des réserves moins riches.

Nous avons remarqué sur nos fixations la présence répétée de *plages sidérophiles* dans le cytoplasme des cellules possédant déjà des globoïdes et pas encore de précipités intravacuolaires. Ces plages paraissent dépourvues de chondriome bien qu'il soit très net et abondant partout ailleurs dans le cytoplasme. Toutefois, dans certaines préparations, des chondriosomes y restent encore visibles quand la régression à l'alun est peu poussée. Les chondriosomes ne seraient donc vraisemblablement pas éliminés au profit des protéines de réserves, mais apparaîtraient seulement moins chromophiles par suite de la présence de plages plus chromophiles. Ces plages pourraient correspondre à la formation, au sein du cytoplasme, de protéines de réserves qui seraient ensuite acheminées vers les vacuoles. Ces protéines proviennent-elles de la transformation des ARN du cytoplasme ? Nous verrons plus loin qu'à ce moment, la teneur en ARN du cytoplasme régresse énormément chez l'embryon, sans qu'il y ait une différenciation prononcée des cellules. Il faut noter cependant la grande richesse des cellules embryonnaires en chondriosomes avant cette élaboration, et leur régression tout de suite après, avec une perte très sensible de leur colorabilité.

Les précipités sidérophiles de l'albumen, dont l'origine intravacuolaire est parfois difficile à vérifier (pl. V, fig. 6), donnent au *Bleu de méthylène* une coloration bleu-vert, légèrement différente de la coloration bleue des précipités sidérophiles de l'embryon. Ils forment entre les gros grains d'amidon de l'albumen mûr la matière interstitielle sidérophile où il n'est plus possible de distinguer le cytoplasme. Chez l'embryon, la localisation intravacuolaire des grains d'aleurone, ou au moins du dépôt de matière de réserves, est évidente. Ces résultats sont conformes à ceux de GUILLIERMOND et de DANGEARD qui en ont donné les preuves irréfutables. Par contre, DUVICK (1955) tend à

confondre mitochondries et granules protéiques de réserves (ces derniers ne se colorent pourtant pas au Vert Janus, mais certains chondriosomes non plus) dans l'« endosperm » du Maïs, et rejoint par là les idées de MOTTIER (1921).

II. — TRANSFORMATIONS NUCLÉAIRES. — Lors de la formation des grains d'aleurone, les noyaux deviennent généralement *lobés*, surtout dans les cotylédons, dans le cortex périphérique et dans l'hypophyse, beaucoup moins dans le prodesmogène ou dans le méristème apical.

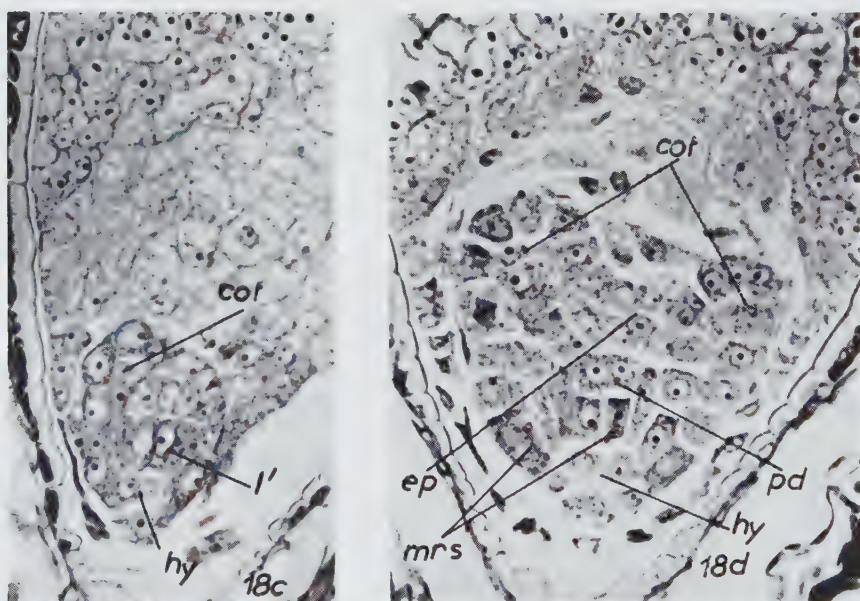
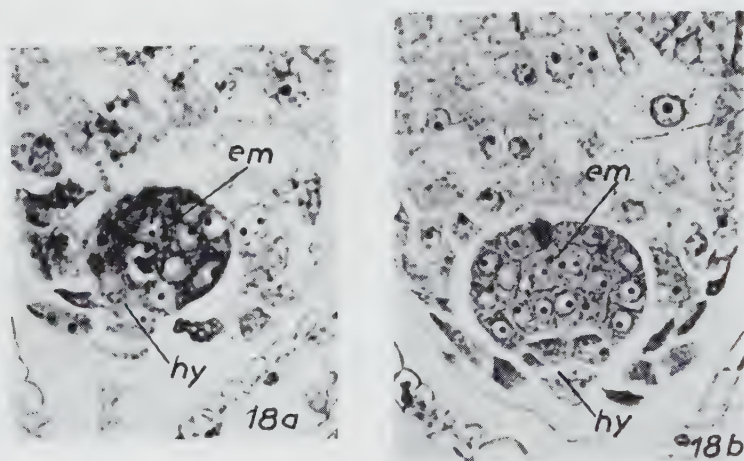
Cette forme s'accroît lors de la maturation de la graine et demeure après son hydratation partielle. Comme l'a déjà noté GUILLIERMOND pour le Blé ou le Ricin, le nucléole comprend une auréole péri-nucléolaire comme s'il était logé dans une petite vacuole (pl. IV, fig. 3, *vnv*). Certains noyaux, juste avant la maturation de la graine, paraissent être en *début de prophase*, en particulier dans l'épicotyle (pl. IV, fig. 3). Nous l'avons déjà signalé pour les noyaux de l'albumen qui entourent partiellement l'embryon de la graine mûre. D'autres noyaux semblent comporter une structure très fine (pl. IV, fig. 4), alors qu'elle est généralement absente sur les fixations de Regaud.

III. — PERTE DE CHROMOPHILIE ET FRAGMENTATION DU CHONDRIOME. — Quant au *chondriome*, il est très difficile à mettre en évidence parmi tant de précipités sidérophiles. Dans l'embryon de la graine complètement formée, juste avant sa dessiccation, ou dans la graine humide non printanisée, il apparaît *très peu chromophile*, sous forme de mitochondries granuleuses et de quelques bâtonnets (pl. IV, fig. 3 à 7). Il correspondrait au chondriome fragmenté observé généralement par les auteurs juste avant la maturation de la graine (GUILLIERMOND, 1914-1924; WAGNER, 1930) ou dans la graine sèche où il n'est alors guère coloré que par la Fuchsine d'Altmann (GENEVÈS, 1957). La perte de chromophilie et la fragmentation du chondriome proviendraient de sa perte en eau. Dans les cellules allongées du prodesmogène, on voit *des précipités ovalaires* allongés ou à satellites dans des vacuoles de même forme (pl. IV, fig. 4), et, sans le liséré clair qui les entoure, ils pourraient être confondus avec des plastes. Mais *la plupart des plastes amylofères régressent* avant la maturation de la graine au cours de la protéogénèse, sauf quelques-uns dans les cotylédons (pl. IV, fig. 7), comme dans le Ricin ou la Courge.

C. — LOCALISATION DES ACIDES RIBONUCLÉIQUES

1° *La méthode de Brachet* permet de localiser les acides ribonucléiques ou ARN par la coloration à la Pyronine, à condition toutefois de pratiquer le test à la ribonucléase. L'absence de tannins permet et facilite l'emploi de cette méthode. Les acides désoxyribonucléiques (ADN) peuvent être colorés simultanément par le Vert de méthyle. On

peut donc utiliser cette méthode pour l'étude des mitoses et pour la détection des ARN. Ces derniers se trouvent dans le cytoplasme et dans le nucléole, comme le montre la coloration rouge groseille que leur donne la Pyronine. Ils sont mêlés aux ADN dans les chromocentres

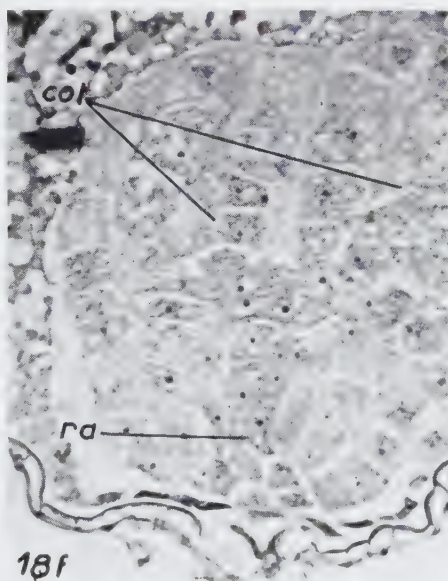
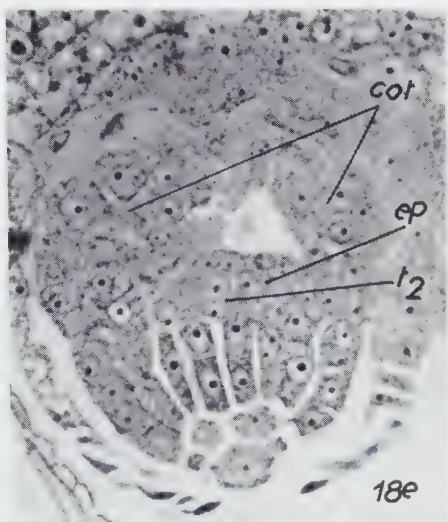


interphasiques et dans les chromosomes lors des caryocinèses. De nombreux travaux ont illustré le rôle important des ARN dans la *synthèse des protéines vivantes*. Il est d'un grand intérêt de connaître la richesse des cellules en ARN pour déceler cette activité cellulaire primordiale.

Pour comparer les richesses relatives en ARN des différents stades embryonnaires, nous avons procédé de la manière suivante : les lames ayant subi l'action de la ribonucléase et celles qui ne l'ont pas subie,

FIG. 18.

Répartition des ARN chez l'embryon *em* du *D. intermedia* (méthode de BRACHET). **a)** Embryon sphérique très riche en ARN, avec partie basale (hypophyse *hy* et suspenseur) moins coloré par la Pyronine, donc moins riche en ARN. **b)** Différenciation de l'embryon aplati, marquée par une coloration moins intense avant l'initiation des cotylédons. **c)** Initiation des cotylédons *cot* et croissance de l'axe *l'* soulignées par une coloration plus intense à la Pyronine. **d)** Activité des primordiums cotylédonnaires, du prodesmogène *pd* et du méristème subterminal *mrs* soulignée par une coloration plus intense, dénotant une augmentation des ARN. La régression de la coloration de l'épicotyle *ep* et de l'hypophyse montre au contraire un arrêt de croissance. **e)** Début de décoloration des primordiums cotylédonnaires. Noter déjà une division péricleine de la deuxième assise tunicala *t₂* jamais notée chez l'embryon de *D. rotundifolia*. **f)** Chez le *D. rotundifolia*, juste avant la maturation de la graine, régression totale de la richesse en ARN, excepté pour quelques nucléoles très petits, et un reliquat dans la région subterminale axiale (*ra*).



sont toujours traitées de la même façon lors des passages dans la solution colorante ou dans les alcools pour la différenciation des couleurs. De plus, nous avons pris la précaution de coller sur la même lame des coupes de graines à différents stades de développement.

L'intensité de la coloration nous donne ainsi, sans possibilité d'erreur grave, les richesses relatives en ARN des différents stades embryonnaires. La constance de nos résultats pour de nombreuses préparations est d'ailleurs frappante.

2° Résultats relatifs à l'embryon. — *La grande richesse des cellules embryonnaires en acides ribonucléiques* met surtout en relief leur *activité organogène* : édification d'un axe primordial homogène (fig. 18 a), initiation des cotylédons (fig. 18 c), individualisation d'un méristème hypocotylaïre basal subterminal (fig. 18 d et e). Mais un *appauvrissement* des cellules en ARN débute lors de la construction des futurs soubassements cotylédonnaires (croissance horizontale), correspondant à *la différenciation commençante de l'embryon* (fig. 18 b et c). Il souligne de plus *l'inactivité de l'hypophyse* puis de *l'épicotyle*. Il marque enfin *l'arrêt précoce de la croissance et du développement* du *Drosera* lors de la prématuration de la graine (fig. 18 f). Cette diminution de la richesse en ARN s'accroît, tandis que s'accumulent des réserves protéiques intravacuolaires, bien qu'on puisse encore distinguer le méristème subterminal basal et le prodesmogène.

Seuls les petits nucléoles restent bien colorés par la Pyronine. On remarque en même temps que *les cellules embryonnaires ne s'appauvrissent pas en ARN seulement lorsqu'elles cessent de proliférer, mais aussi lorsqu'elles cessent de grandir* (gros nucléoles des cellules de l'écorce en voie de croissance). Le peu de différenciation cellulaire qui accompagne ces phénomènes fait penser que les ARN pourraient être aussi utilisés dans la formation des protéines de réserves.

Cette étude confirme et complète l'étude de l'activité des cellules embryonnaires, basée sur la fréquence des mitoses et la structure cellulaire.

Elle souligne le *parallélisme entre la présence de gros nucléoles et une activité cellulaire intense* d'une part, d'autre part *entre l'activité cellulaire intense et la richesse corrélative des nucléoles et du cytoplasme en ARN*, dans les phénomènes de prolifération et de croissance. Ces faits sont en liaison avec *le rôle important que joue l'ARN dans le métabolisme cellulaire et la synthèse des protéines vivantes*. Basé sur des résultats cyto-chimiques et biochimiques, ce rôle a été mis en évidence par CASPERSSON (1940, 1950) et par BRACHET (1942, 1957). D'après CASPERSSON et son école (VINCENT, 1955), le noyau dont le nucléole aurait un rôle fondamental élabore notamment des histones qui s'accumulent au niveau de la membrane nucléaire et y provoquent la synthèse de ribonucléoprotéines, susceptibles de s'échapper dans le cytoplasme, où elles déterminent à leur tour la synthèse de protéines cytoplasmiques.

3° Comparaison avec les résultats relatifs à l'albumen. — Lors de la phase de croissance des plastes amylogènes dans les cellules encore en division active, la richesse de ces cellules en ARN est encore assez forte. Il y en a moins dans le cytoplasme, davantage dans les très gros

nucléoles (3 à 4 μ de diamètre) fortement colorés (fig. 18 a et b). La richesse en ARN du cytoplasme des cellules reste plus forte dans la zone de la chalaze et dans celle qui entoure l'embryon, sauf dans les cellules péricotylédonnaires en voie de digestion par l'embryon, qui est très pauvre en ARN (fig. 18 d et e). *L'accumulation d'amidon puis de protéine de réserves coïncide avec un certain amoindrissement de l'ARN cytoplasmique, mais également avec un amoindrissement sinon un arrêt des divisions cellulaires.* La régression nucléolaire qui l'accompagne se continue après l'arrêt des mitoses, mais *assez lentement* si on la compare à celle qui s'observe dans l'hypophyse ou l'épicotyle. Cette diminution retardée pourrait provenir de *la croissance en volume des cellules de l'albumen qui continuent d'accumuler des matières de réserves*, comme certaines cellules de l'embryon.

D. — CONCLUSION :

MODALITÉS DIFFÉRENTES DANS L'ANTAGONISME ENTRE LES PHÉNOMÈNES DE DIFFÉRENCIATION ET LA PROLIFÉRATION

La comparaison des diverses études de l'embryogénèse permet de dégager les modalités suivantes :

1° Le ralentissement de la prolifération peut s'accompagner de la différenciation des plastes et de l'augmentation du volume vacuolaire. C'est le cas de l'hypocotyle.

2° Il ne s'accompagne pas de ces deux phénomènes de *différenciation cytoplasmique*. C'est le cas de l'épicotyle.

3° Cas intermédiaire. Il s'accompagne d'une légère différenciation cytoplasmique. C'est le cas de l'hypophyse.

4° Une croissance active peut s'accompagner ou non d'un début de différenciation cytoplasmique. C'est le cas de la genèse de l'axe primordial et des cotylédons.

Dans le cas de l'épicotyle comme dans celui de l'hypophyse, *certaines propriétés méristématiques des cellules subsistent malgré l'absence ou le fort ralentissement de l'activité mitotique*. Ces cellules non différenciées mais inactives forment des *méristèmes inactifs* ou *latents* qui ne sont pas sans parenté avec les « *méristèmes d'attente* » (voir plus loin). Elles sont susceptibles de s'activer *temporairement*.

V. — ÉTUDE DE LA GERMINATION DE LA GRAINE

Elle n'a encore fait l'objet d'aucune étude histologique ou cytologique chez *Drosera*. Celle que nous avons entreprise pourra nous montrer si la destinée des cellules embryonnaires est conforme à l'interprétation qu'en ont donné les embryologistes. Nous suivrons donc ici le développement post-embryonnaire à ses débuts, au point de vue morpho-histologique et cytologique.

A. — LA MORPHOLOGIE DE LA GRAINE ET DE L'EMBRYON

Une graine (fig. 19) comporte deux enveloppes dont la première forme une aile double autour de la seconde chez le *D. rotundifolia*. A l'intérieur se trouve, d'un côté, l'albumen amylicé et protéique, de l'autre, vers le micropyle, un minuscule embryon globuleux, d'un blanc plus transparent, ne mesurant pas plus de $140\ \mu$ de long à $120\ \mu$ de large. On distingue dans l'embryon, séparés par un profond sillon (*si*), deux courts cotylédons et un axe hypocotylé (*ah*) également très court (fig. 23 b). A la base des cotylédons, le sillon s'élargit légèrement ($70\ \mu$ sur $10\ \mu$ environ) au-dessus d'un apex (*ep*) très réduit et à peu près plat. Il n'y a encore aucune trace de feuille. L'embryon est planté dans la région micropylaire par un court suspenseur (*s*).

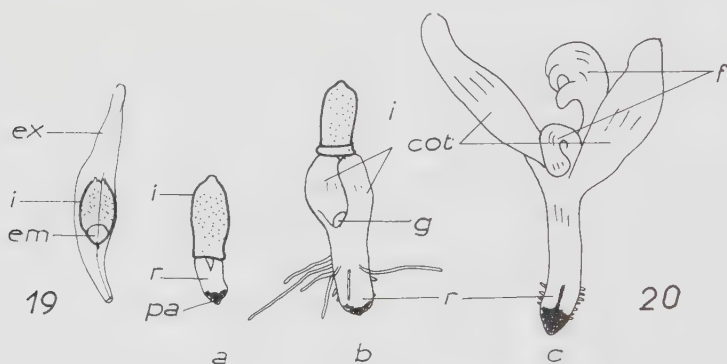


FIG. 19. — Graine mûre du *D. rotundifolia*. *ex*, tégument externe formant une double aile membraneuse autour du tégument interne *i*; *em*, embryon. (Dessin au binoculaire $\times 35$).

FIG. 20. — Germination de la graine du *D. rotundifolia*. **a)** Sortie de la radicule *r* dont la pointe est colorée par des pigments anthocyaniques *pa*; **b)** formation de poils absorbants près de la pointe; *g*, gemmule. **c)** Développement des cotylédons, *cot*, et des premières feuilles *f* pourvues de tentacules. (Dessin au binoculaire $\times 35$.)

B. — LES PHÉNOMÈNES EXTÉRIEURS DE LA GERMINATION

En été, après la déhiscence du fruit capsulaire, les graines mûres tombent généralement dans le milieu tourbeux humide où elles passent de longs mois (8 à 9) sans germer. Printanisées et placées dans des conditions favorables de lumière et surtout d'humidité et de chaleur ($12 < t < 25^\circ$), elles germent. Mais les phénomènes de la germination sont d'une grande lenteur pour les semis d'hiver. Il en est de même si la chaleur est insuffisante ou si la graine a subi une maturation trop précoce.

a) Pendant les six à huit premiers jours et parfois davantage, les phénomènes de la germination n'apparaissent pas extérieurement.

b) Après quoi, la minuscule racine séminale (*r*) déchire le tégument interne, s'allonge dans le tissu lâche du tégument externe formant l'une des ailes chez le *D. rotundifolia*, et ne parvient qu'après à l'air libre. Chez le *D. intermedia*, la radicule s'engage plus rapidement dans l'orifice formé par les parois peu épaisses du tégument externe autour du micropyle. A la lumière, encore à l'intérieur du tégument externe, la pointe de la radicule prend une teinte rouge que lui confèrent des pigments anthocyaniques (fig. 20 a).

c) Après deux à trois semaines, à mesure que les cotylédons s'allongent en verdissant puis se dégagent de l'enveloppe interne, une collerette de poils absorbants apparaît *très près de la pointe de la radicule*, prélude à son avortement (fig. 20 b).

d) Les cotylédons encore fermés laissent entrevoir la *gemmule*. Tandis qu'ils s'écartent, celle-ci développe assez rapidement (trois à cinq jours) une première grande ébauche foliaire déjà pourvue de tentacules et une ébauche plus jeune, recourbée, emprisonnant un apex minuscule (fig. 20 c).

e) La plantule déroule ensuite ses premières petites feuilles pourvues d'un nombre encore réduit de tentacules. La radicule avorte après s'être plus ou moins allongée (fig. 20 b et c). A la lumière, les cotylédons et l'axe hypocotylé jusqu'aux poils absorbants sont verts; l'allongement de l'axe est réduit. A l'intérieur des Sphaignes, il s'allonge davantage mais reste pâle; les feuilles sont plus rudimentaires.

C. — ÉTUDE HISTOLOGIQUE DE LA GERMINATION

1° *Histologie de l'embryon*. — Au cours de la printanisation des graines, l'embryon ne subit aucune croissance. L'embryon de la graine mûre humidifiée tout comme celui de la graine printanisée comporte (fig. 21 et 22) (1) :

a) *Une partie cotylée* (*l*) avec ses deux larges cotylédons (*cot*) et un épicotyle qui ne comprend *que deux assises tunicales* larges de deux files de cellules en général, auxquelles s'ajoutent les basales cotylédonnaires (fig. 21) dont la descendance participera à l'écartement des cotylédons.

b) *Une partie hypocotylée* (*l'*) formant un axe réduit à quelques couches de cellules. On y distingue une partie axiale plus claire formant le prodesmogène (plérôme des auteurs anciens), et une autre plus compacte, corticale (périblème et dermatogène des auteurs anciens).

c) *Une partie terminale* formée du *suspenseur* (*cb*) et de deux étages de cellules, l'*hypophyse* (*h* et *h'*). Les cellules *h* comportent des

(1) Nous employons entre parenthèses la nomenclature établie par SOUEGES.

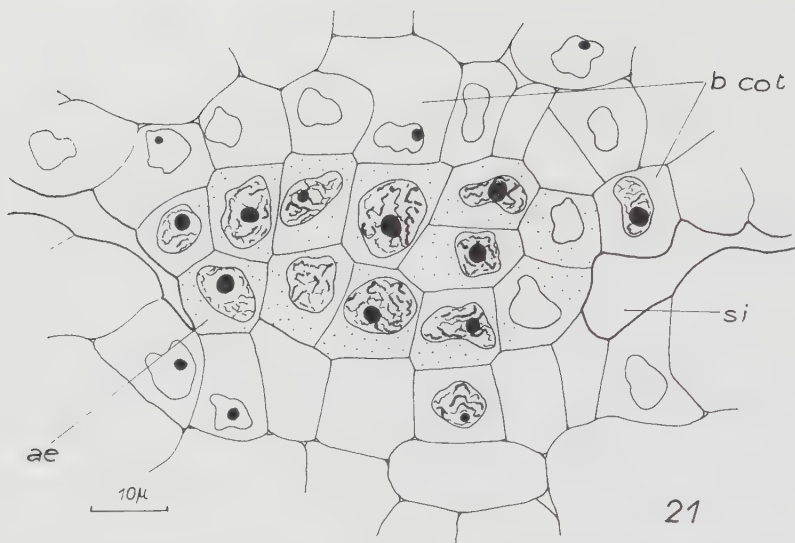


FIG. 21. — Embryon de la graine printanisée du *D. rotundifolia*. Coupe transversale à travers l'assise épidermique *ae* de l'apex réduit; *b. cot*, basales cotylédonnaires. Remarquer l'aspect de prophase, dû au gel, des noyaux encore inactifs; *si*, sillon intercotylédonnaire. (Navachine-Hématoxyline.)

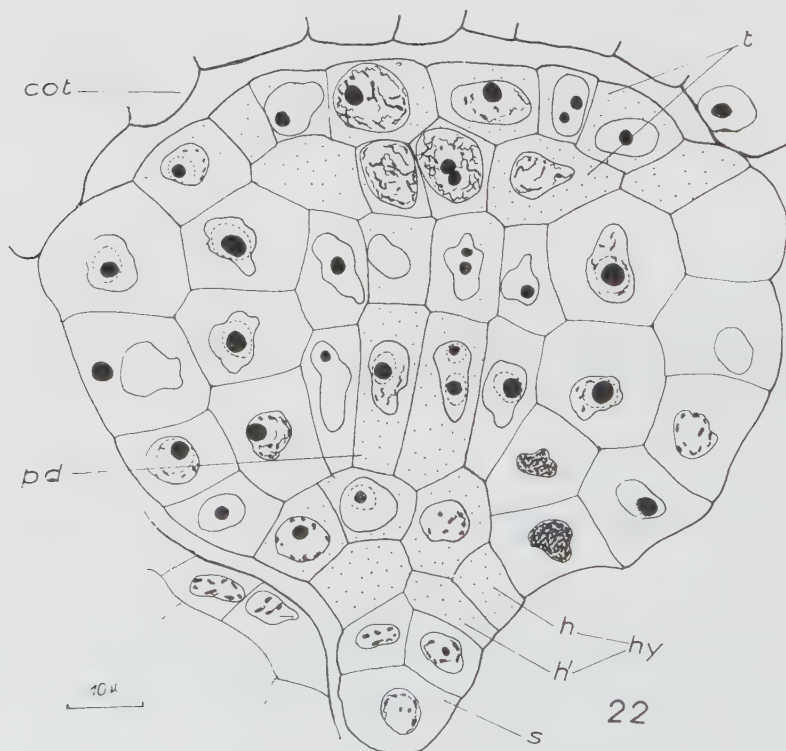


FIG. 22. — *Idem*. Coupe longitudinale passant entre les cotylédons. La *tunica* bisériée *t* formant l'apex, le prodesmogène *pd* et l'hypophyse *hy* se distinguent par un paraplasme moins riche. Début du grossissement des noyaux et des nucléoles; début de régularisation de la forme des noyaux. (Navachine-Hématoxyline.)

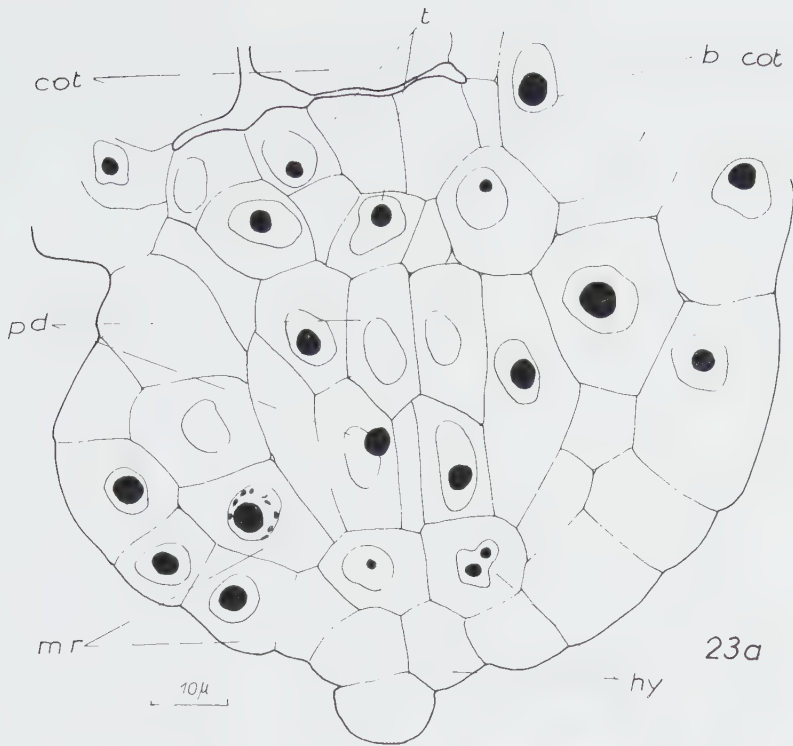


FIG. 23.

Réveil germinatif de l'embryon du *D. rotundifolia*. Coupe longitudinale. Fort grossissement des nucléoles, sauf dans l'hypophyse *hy*. Premières mitoses dans le méristème radiculaire subterminal *mr*. a) Dessin d'une coupe voisine de celle de la microphotographie (b) où l'on distingue les différentes régions embryonnaires : *cot*, cotylédons avec *si*, sillon intercotylédonnaire; *ep*, épicotyle formé de deux assises tunicales *t*; *hy*, hypophyse; *s*, suspenseur; *ah*, axe hypocotylé avec prodesmogène *pd*. (Navachine-Hématoxyline.)



cellules internes (*iec*) qui seraient, d'après SOUEGES, les initiales de l'écorce de la racine, tandis que les cellules périphériques (*he*) participeraient à l'édification de la coiffe (*co*). Les cellules *h'* formeraient, par contre, la partie médiane de la coiffe par des cloisonnements périclines.



FIG. 24. — Germination de 8 jours du *D. rotundifolia*. Coupe longitudinale intercotylédonnaire. Première initiation foliaire, *i*₁ (divisions périclines de l'assise sous-épidermique *ase*). Prodesmogène, *pd*, à divisions uniquement transversales (pas encore de procambium). Le méristème radiculaire subterminal *mrs* n'est marqué que par des cellules plus étroites. (Navachine-Hématoxyline.)

2° *Les premières manifestations de l'activité mitotique.* — Les premiers signes précurseurs du réveil des cellules embryonnaires s'annoncent par le grossissement et la régularisation de la forme des noyaux et par une augmentation sensible de la grosseur des nucléoles passant de 1 et 2 à 3 et même 4 μ de diamètre. Ces manifestations débutent à la base de l'axe hypocotylé et gagnent les cellules latérales

de l'apex ainsi que les basales cotylédonnaires (fig. 23 a), mais non les cotylédons. Les premières mitoses apparaissent ensuite dans le même ordre, dans les 5 à 8 jours qui suivent le semis. Par contre, les cellules terminales hypophysaires (*h* et *h'*) gardent quand même de petits nucléoles (diamètre de 1 à 1,5 et 2 μ). Elles ne se divisent pas au début de la germination.

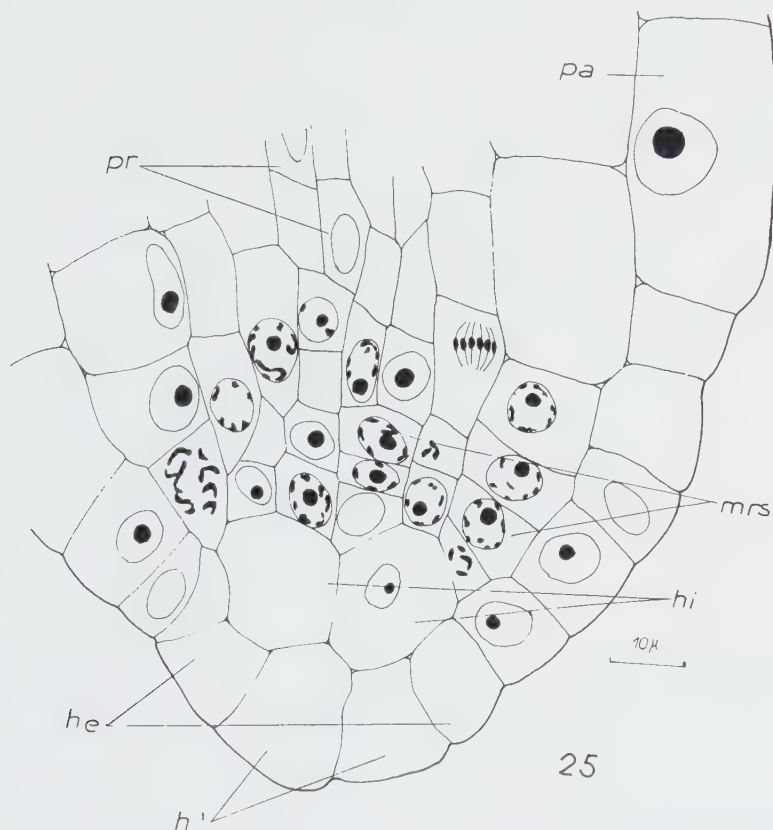


FIG. 25. — Germination de 13 jours du *D. rotundifolia*. Le méristème racinaire subterminal *mrs*, mieux individualisé par la différenciation de l'axe hypocotylé antérieur; l'hypophyse *hy* toujours inactive (*hi*, grosses cellules internes; *he*, cellules externes; *h'*, cellules basales); *pr*, procambium; *pa*, cellule-mère du poil absorbant. (Navachine-Hématoxyline.)

3° L'élaboration de la racine séminale et la naissance tardive de la coiffe. — L'axe hypocotylé s'allonge bientôt par de nombreuses mitoses qui se répartissent dans tout l'axe. Le méristème subterminal basal est marqué par des cellules plus étroites (fig. 24, *mrs*). Par la suite, les cellules supérieures se différencient, sauf celles du prodesmogène, et forment la *tigelle hypocotylée*. La différenciation précoce de ses tissus fait apparaître des territoires analogues aux « histo-

gènes ». Aucun méristème hypocotylé supérieur ne se forme donc, contrairement aux affirmations de KILLIAN (1925).

Le méristème radiculaire subterminal subsiste par contre à l'autre extrémité de l'axe (fig. 25). On reconnaît alors l'axe radiculaire par le grossissement particulièrement important des nucléoles dans les noyaux des cellules-mères des poils absorbants (*pa*). La racicule sera ainsi construite indépendamment des cellules hypophysaires, en parti-



FIG. 26. — *Idem* au réveil mitotique de l'hypophyse *hy*.
Divisions périclinales et anticlinales des cellules *hi*. (Navachine-Hématoxyline.)

culier des quatre cellules internes *hi* (*iec*) demeurées jusqu'à présent inactives.

« L'hypocotyle a ses initiales propres » disent les embryologistes (LEBÈGUE, 1954), indiquant sans doute par là les cellules basales du méristème radiculaire. Les cellules « *iec* » ne seraient pas pour eux les initiales de l'écorce, mais les « initiales de l'écorce au sommet radiculaire ». Elle n'ont alors d'initiales que le nom que leur confèrent leur position, et sans doute la croyance en l'existence d'initiales superposées, puisqu'elles ne participent pas par leur descendance à la construction de la racicule.

Dans la plupart des cas, la racicule avorte assez rapidement : les cellules-mères des poils absorbants s'individualisent alors très près du sommet. Les cellules hypophysaires se différencient en élaborant de l'amidon et leurs vacuoles s'imprègnent de tannins. La racicule restera dépourvue de coiffe active. L'assise superficielle forme seule l'assise

pilifère. On note également une croissance exagérée en largeur des cellules corticales au niveau des poils absorbants (fig. 34 b, r). Ce phénomène pourrait provenir de la présence de substances inhibitrices telles que la comarine. Cette dernière appliquée à l'Avoine, suivant certaines concentrations, produit des effets analogues (PALLOCK, GOODWIN-GREENE, 1954).

Plus rarement, la radicule se transforme en une petite racine séminale. Les cellules hypophysaires se remettent alors en activité, au

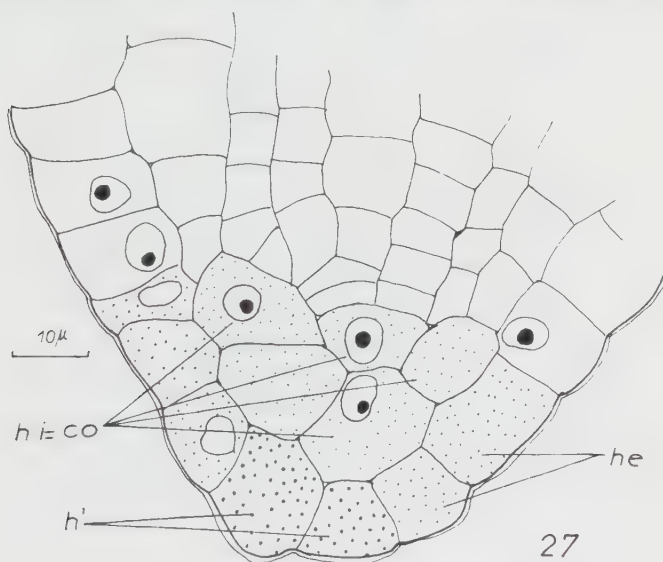


FIG. 27. — Sommet radicaire d'une germination du *D. rotundifolia* au stade des cotylédons ouverts. Résultat de la division des cellules hypophysaires internes *hi* avec formation de la coiffe *co*; les cellules *he* et *h'* ne subissent que des divisions anticlines. (Navachine-Hématoxyline.)

moment où la jeune radicule va sortir du deuxième tégument. Les cellules internes *hi* se divisent par des mitoses soit périclinales, soit anticlines ou obliques (fig. 26 et 27). Mais nous n'avons jamais observé de divisions périclinales des cellules externes *he* ou des cellules *h'*. Ces cellules se divisent par des mitoses anticlines et leur croissance ne fait que suivre celle des cellules *hi* (fig. 27). Les cellules *he* et *h'* ne sont donc pas des cellules « initiales » fonctionnelles à partir desquelles se construiraient les parties latérales et médianes de la coiffe, comme le pensent les auteurs, bien que ce soient les premières cellules protectrices de la radicule. La coiffe se construit uniquement à partir des cellules *hi* et de leur descendance (fig. 27).

Les cellules latérales de la coiffe semblent participer également à l'élaboration de l'écorce comme chez le *Juglans* (NAST, 1941). Le « Körper » de SCHUEPP (1926) ne comprendrait ici que le cylindre central, la « Kappe » serait tout le reste (fig. 28).

4° *La construction et le fonctionnement de l'apex caulinaire.* —
a. — LE RÉVEIL MITOTIQUE DE L'APEX CONCERNE D'ABORD LA PREMIÈRE
INITIATION FOLIAIRE (1). — Celle-ci, qui comporte peu de croissance
horizontale, a lieu à partir de divisions périclines répétées de la
deuxième assise tunicale latérale, accompagnées de divisions anticlines

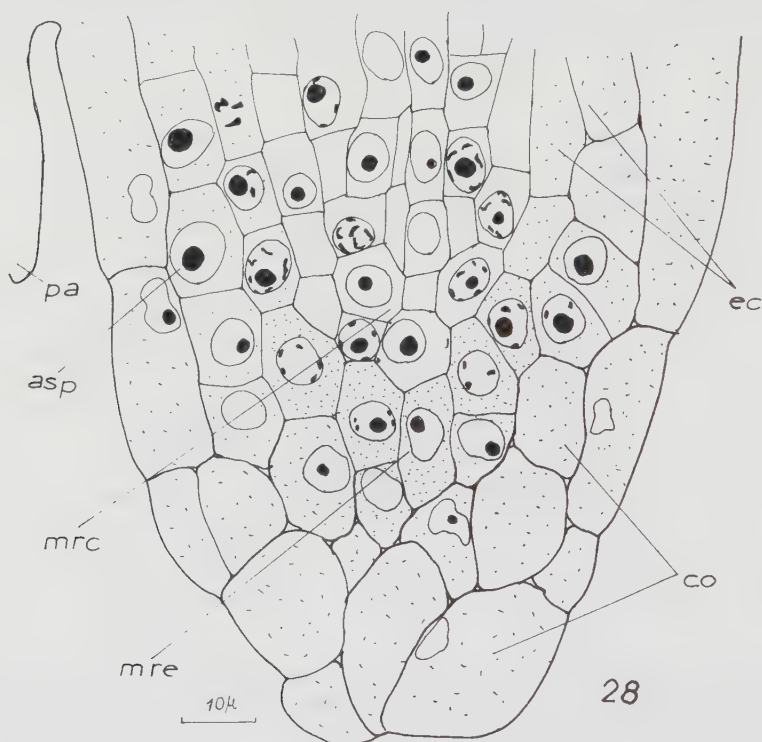


FIG. 28. — Méristème racinaire développé d'une germination du *D. intermedia* au stade de 2 feuilles; *mrc*, méristème central plus méristématique formant le « Körper » de SCHUEPP; *mre*, méristème externe (coiffe *co* + écorce *ec*) formant la « Kappe », plus vacuolisé et amylofère, provenant de la division des cellules *hi*; *asp*, future assise pilifère. (Navachine-Hématoxyline.)

de l'assise épidermique (fig. 24), faisant saillir rapidement le jeune primordium. Les divisions gagnent les basales cotylédonnaires, élargissant ainsi l'écartement des cotylédons (fig. 29).

Le réveil mitotique du restant de l'apex, plus tardif, pourrait pro-

(1) Nous utilisons les termes d'*initium*, de *primordium* et d'*ébauche foliaires* dans le sens défini par PLANTEFOL (1947). L'*initium* foliaire est déterminé par des cloisonnements apicaux qui feront se soulever une partie de l'apex en un primordium foliaire. Ce dernier ne reste primordium que tant qu'il ne subit que la différenciation dorsale. Il se transforme en ébauche quand il commence à subir la différenciation ventrale.

venir ainsi de l'extension de la prolifération à partir de l'organogénèse foliaire. Mais il est certainement sous la dépendance de corrélations organiques où d'autres territoires interviennent peut-être aussi.

b. — LA FORMATION DU CORPUS DÉBUTE DÈS LA DEUXIÈME INITIATION FOLIAIRE. — Pendant que l'apex s'élargit par des divisions anticlines, en particulier des cellules axiales, *des divisions périclinales des cellules axiales* voisines commencent à *dédoubler la deuxième assise tunicale* (fig. 30 et 31). C'est le *début du corpus* qui se forme donc chez le *Drosera* (fig. 32) de la même manière, mais plus tôt que chez le

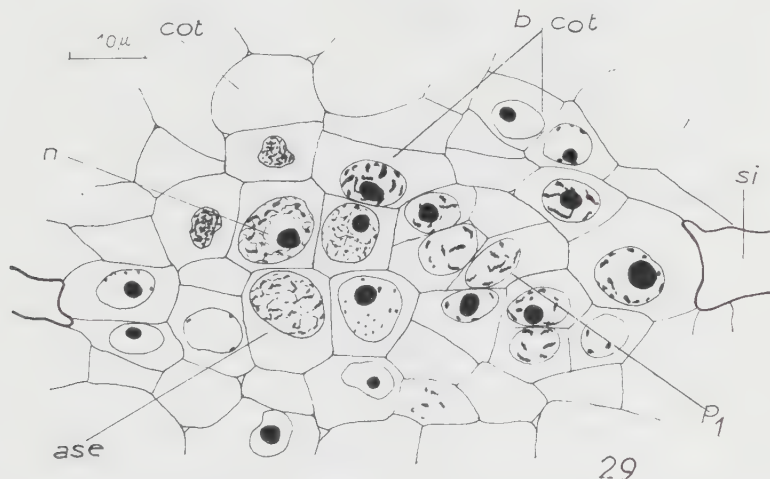


FIG. 29. — Germination de 10 jours du *D. rotundifolia*. Réveil mitotique de l'épicotyle. Coupe transversale de l'assise sous-épidermique *ase*; *p*₁, premier primordium foliaire en division active, alors que les cellules apicales axiales à gros noyaux *n*, ne sont pas encore divisées. (Navachine-Hématoxyline.)

Myosurus (BUVAT, 1952) ou chez l'*Aster sinensis* (M^{me} LANCE, 1958) où, toutefois, il prend naissance à partir de la troisième assise.

Des divisions périclinales des cellules latérales de la deuxième assise préludent en même temps à l'initiation de la deuxième feuille (fig. 31 et 32), cette dernière paraissant ainsi absorber tout l'apex.

c. — LE MODE DE CROISSANCE EN HAUTEUR. — Lors de la surrection du deuxième primordium foliaire (*p*₂), la *croissance verticale du soubassement foliaire* (1) et celle de l'apex sont simultanées (fig. 33).

(1) Le *soubassement foliaire* est la région de l'apex où se produit l'initiation foliaire et qui demeure sous la feuille lors de son érection (d'après LOUIS, 1935). Le *segment foliaire* est la portion de la tige comprise entre l'aisselle de la feuille et celles qui sont situées dessous, sur les mêmes verticales.

L'apex, réduit à une largeur de deux ou trois cellules, semble entraîné par le primordium (*p2*), très embrassant. Au contraire, à l'aisselle de l'ébauche foliaire précédente (*e1*), la croissance verticale est à peu près achevée. Elle est complètement terminée à l'aisselle des cotylédons où les basales cotylédonnaires ont maintenant de gros chloroplastes

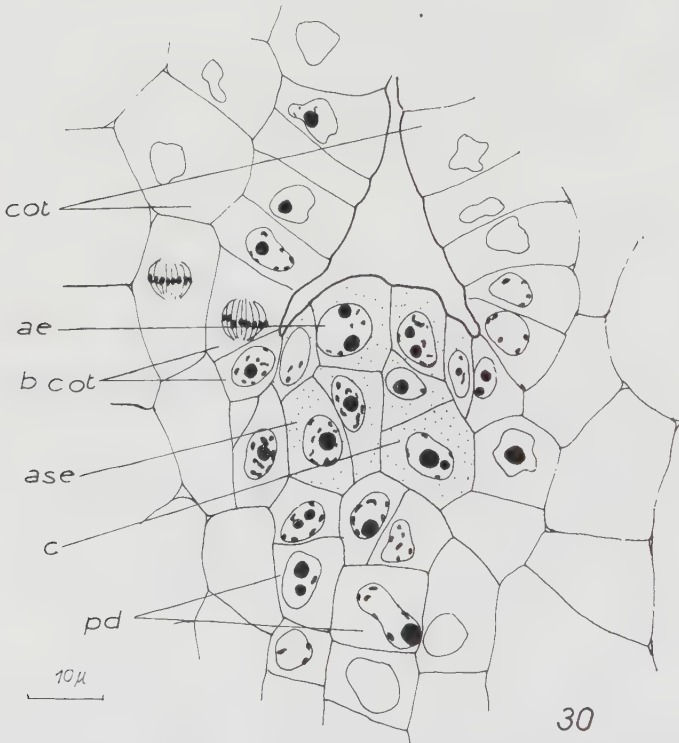


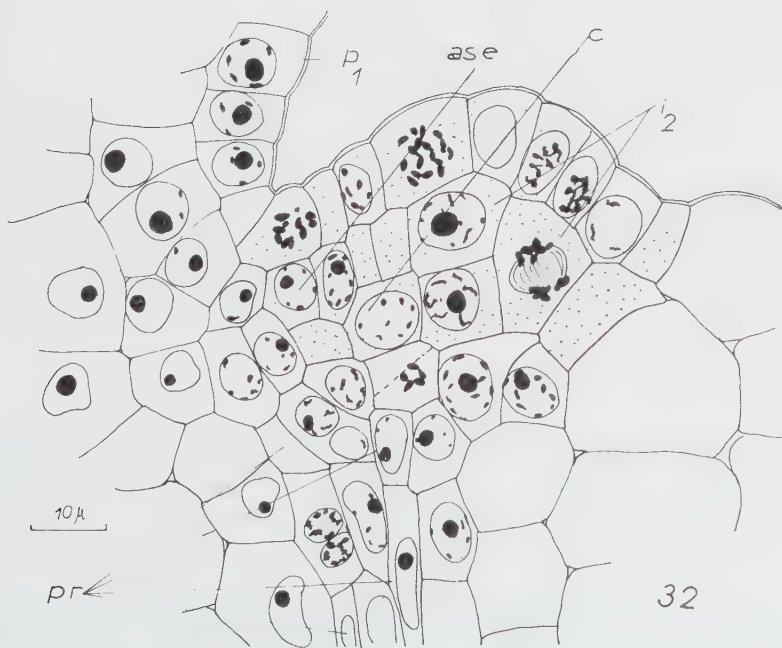
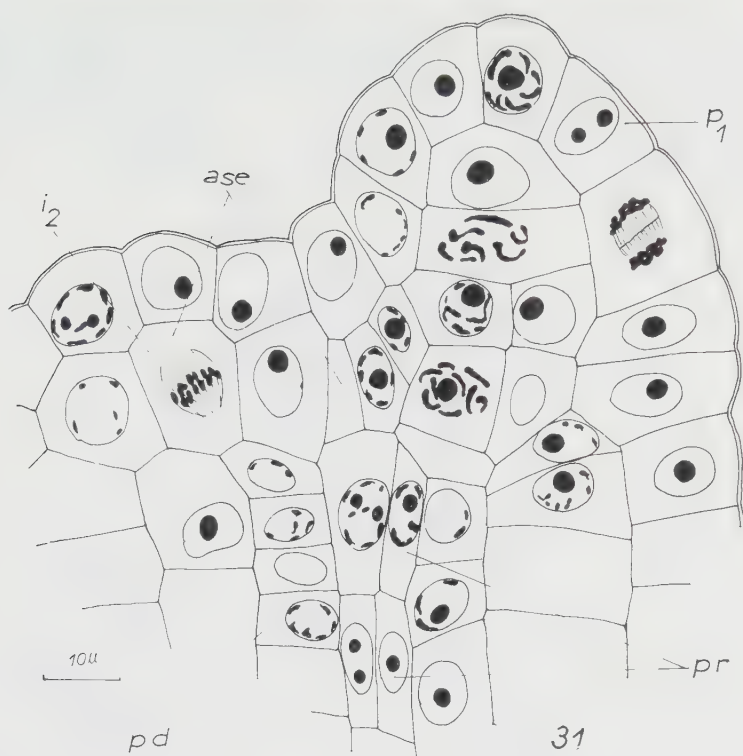
FIG. 30 à 32. — Germination du *D. rotundifolia*. Formation du *corpus c* et deuxième initiation foliaire *is*, à partir de divisions périclinales de l'assise sous-épidermique, *ase*. Celles de l'initium sont seulement plus intenses et situées latéralement.

FIG. 30. — Coupe longitudinale sagittale aux cotylédons *cot*, avec également une division d'élargissement de l'assise sous-épidermique.

FIG. 31. — Coupe longitudinale intercotylédonnaire. Noter l'apparition du pro-cambium *pr* de la trace foliaire du premier primordium foliaire *p1*.

FIG. 32. — *Idem* pour une germination plus évoluée. (Navachine-Hématoxyline.)

(fig. 34 a et b). Avec la différenciation montante, il en sera de même plus tard à l'aisselle de (*e1*) (fig. 35) puis de (*e2*), et l'apex abandonné par les ébauches foliaires aura une croissance indépendante des anciennes feuilles mais pas des nouvelles. La surélévation de l'apex par rapport à l'aisselle de (*e1*) et celle des cotylédons se fait surtout



grâce aux divisions périclines du *corpus* à peine formé (fig. 34 a). Les cellules supérieures du prodesmogène axial de l'hypocotyle y participent aussi dans une certaine mesure avant d'être supplantées par le *corpus* et le prodesmogène issu du *corpus*. L'allongement des cellules des segments (*s1*) puis (*s2*) finira d'élever le point végétatif et les ébauches foliaires bien au-dessus des cotylédons (fig. 35).

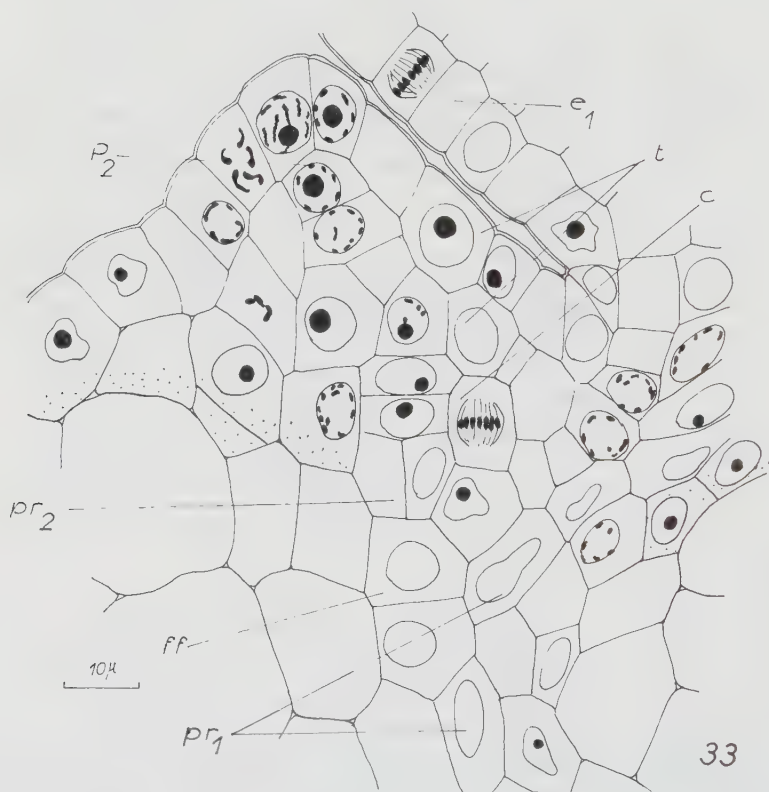


FIG. 33. — Germination du *D. rotundifolia*. Apex entraîné par la surrection du deuxième primordium foliaire *p2*. Coupe longitudinale sagittale intercotylédonnaire. *e1*, première ébauche foliaire; *c*, *corpus* à divisions périclines, participant à la croissance en hauteur de l'apex. *ff*, fenêtre foliaire empêchant de voir la continuité des traces procambiales *pr1* et *pr2* de *e1* et *p2*. (Navachine-Hématoxyline.)

La croissance des deux assises tunicales ne fait que suivre en s'adaptant à la croissance verticale du *corpus*. Cependant, *quelques rares* divisions anticlines du *corpus* et des deux assises tunicales accroissent le petit méristème apical à la base du jeune primordium (*p2*) ou de la première ébauche (*e1*).

d. — L'INITIATION DES TROISIÈME ET QUATRIÈME FEUILLES. — L'élargissement de l'apex entre (*e1*) et (*e2*) est plus accentué d'un côté que de

l'autre. Il correspond au plus grand écartement des ébauches. C'est dans cette région, après sa croissance horizontale, qu'a lieu la troisième initiation foliaire (fig. 38, F3), à partir de divisions périclines des

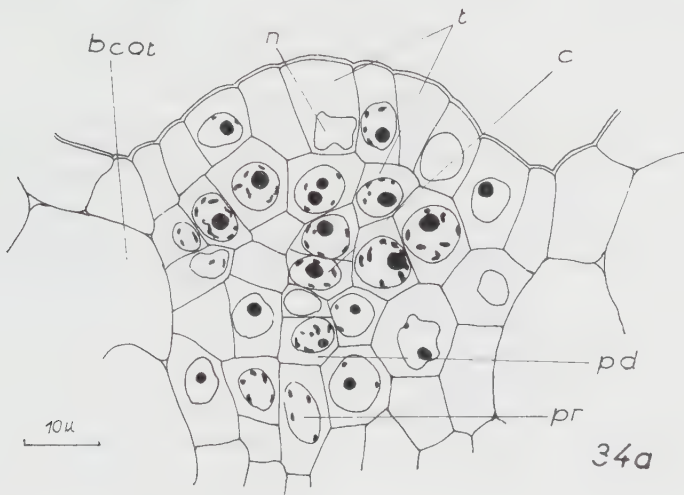
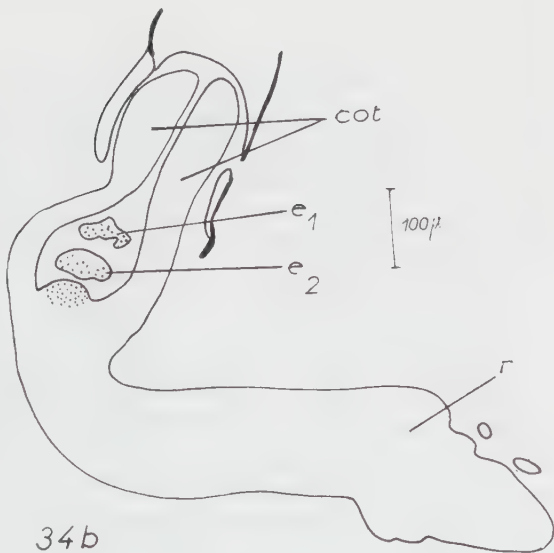


FIG. 34.

Germination du *D. rotundifolia*. Apex régénéré au stade de la deuxième ébauche foliaire *e2*. **a)** Coupe longitudinale interfoliaire. *n*, noyau de l'assise épidermique déformé à la fixation par suite de la présence d'une grande quantité de tannins dans la cellule, montrant l'activité moindre des cellules axiales; cellules différenciées *b. cot.* limitant l'apex. **b)** Schéma. *r*, racicule. *t*, tunica avec une deuxième assise provisoire; *c*, corpus. (Navachine-Hématoxyline.)



cellules latérales de la deuxième assise tunicale (fig. 36, *c/p2*). Elle sera bientôt suivie par l'initiation de (*F4*) dont l'émergence réduit encore considérablement l'apex (fig. 39).

Nous arrêtons à ce stade l'étude de la germination.

e. — LA NAISSANCE DU PROCAMBIUM ET SA PROGRESSION. — Pendant les premières divisions initiant la première feuille, les mitoses du *pro-*

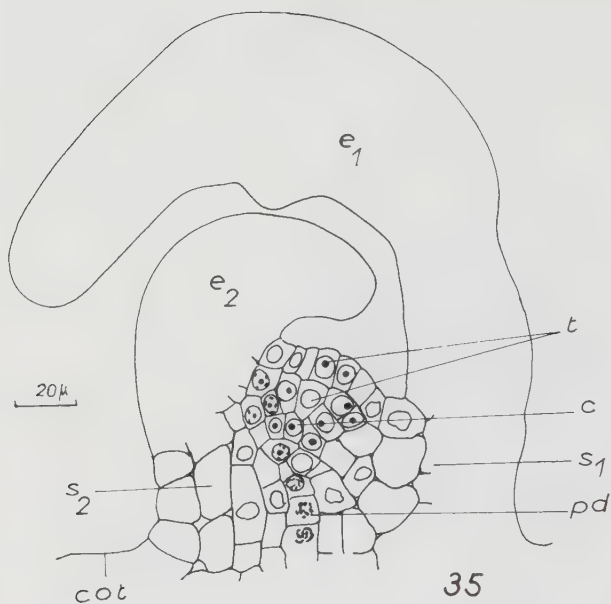


FIG. 35.

Germination du *D. rotundifolia*. Croissance en hauteur de la tige. Coupe longitudinale axiale passant par les deux premières ébauches, e_1 et e_2 . s_1 , s_2 , segments foliaires correspondants.

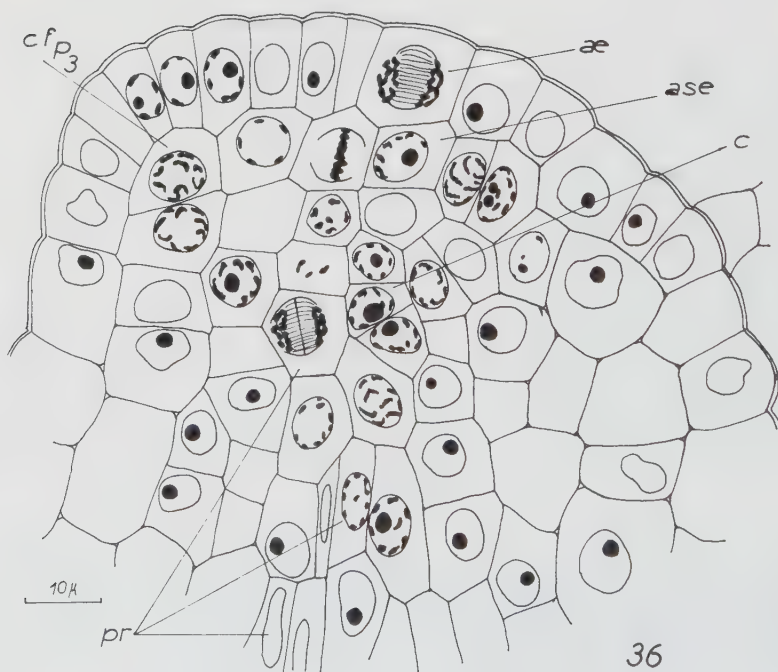


FIG. 36. — Germination de 25 jours du *D. rotundifolia*. Croissance générale de l'apex au stade de troisième primordium foliaire p_3 . Divisions apicales nombreuses. cfp_3 , initiation des cornes foliaires de p_3 ; ae , assise épidermique; ase , assise sous-épidermique reconstituée; c , corpus; pr , procambium axial.

desmogène axial sont uniquement transversales (fig. 24). Bientôt après, des divisions longitudinales répétées et qu'on ne peut donc confondre avec des divisions banales d'élargissement donnent naissance au procambium. Ces divisions procambiales apparaissent d'abord isolément par rapport au méristème radiculaire et dans l'axe lui-même, comme le montre l'étude des coupes transversales. Mais le procambium devient vite continu, tandis qu'il progresse vers la feuille en formation dont il atteint bientôt le soubassement (fig. 31, *pr*).

L'ascension du procambium est ainsi *acropète*, et sa naissance est postérieure à la première initiation foliaire et à l'individualisation du méristème radiculaire. Le procambium apparaît donc comme un système de coordination entre la radicule et la première feuille (A. FAVARD, 1955). Les cotylédons, nés très précocement avant l'individualisation du méristème radiculaire, en sont dépourvus. Progressant uniquement vers la feuille, la première trace procambiale de la tigelle apparaît comme une *trace foliaire*.

Les traces foliaires suivantes s'établissent assez précocement *après les premières divisions d'initiation foliaire*, en continuité avec la trace précédente, aux dépens du prodesmogène (fig. 33; la fenêtre foliaire [*ff*] empêche de voir cette continuité). Après la formation de la deuxième feuille, le *corpus* basal participe aussi à l'établissement du *procambium axial* (fig. 36).

Ces résultats sont les mêmes que ceux de REEVE (1948) pour le *Pisum* : *foyers diffus* des premières divisions procambiales dans un « rib meristem » identique au prodesmogène axial du *Drosera*, progression *acropète* du procambium cotylédonnaire pour le *Pisum*. Le procambium serait également *acropète* chez les embryons de *Phlox*, *Dianthus* ou *Juglans*, mais les auteurs n'en font pas la démonstration.

f. — LE FONCTIONNEMENT APICAL. — Il est encore *irrégulier*. Le temps qui s'écoule entre la surrection de deux primordiums consécutifs ou plastochrone (LOUIS, 1935) est plus ou moins long. Comme pour les cotylédons, les premières initiations foliaires se font par paires, mais les feuilles d'une même paire tendent à s'espacer dans le temps.

Ce fonctionnement est *rudimentaire*. Les phénomènes d'organogénèse foliaire, de régénération et d'accroissement général de l'apex sont difficiles à séparer. *L'activité prolifératrice s'étend à tout l'apex* (fig. 36), *encore trop réduit pour qu'on puisse y distinguer une zonation*.

Tout au plus, un début de zonation apparaît dans l'apex élargi, entre deux initiations foliaires éloignées (fin de régénération), les mitoses apicales ayant tendance à se produire moins près de l'axe (fig. 34 a). Les cellules apicales axiales un peu moins actives ont alors des noyaux déformés à la fixation par la présence d'une plus grande quantité de tannins épidermiques.

g. — PHYLLOTAXIE ET FONCTIONNEMENT APICAL. — L'importance de la phyllotaxie dans l'étude de l'organisation et du fonctionnement apical a été mise en évidence par PLANTEFOL (1947) dans sa théorie des hélices foliaires multiples lors de la découverte de l'*anneau initial*.

Il est intéressant d'étudier comment s'établissent les rapports entre la phyllotaxie et l'organisation apicale dès l'origine. A notre connaissance, ces problèmes n'ont pas encore été affrontés, bien que l'étude de la disposition des premières feuilles chez les Dicotylédones ait déjà été abordée (M^{me} PHELOUZAT, 1955; LOISEAU, 1959).

Le feuillage de *D. rotundifolia*, comme celui de *D. intermedia*, est *alterne*. Mais au départ, les deux cotylédons sont le plus souvent opposés (21/28 des cas envisagés, soit 75 %). Quant aux deux premières feuilles, qui, à la différence des cotylédons, naissent séparément, elles sont parfois opposées (10/28 ou 35 %) (fig. 40 b), le plus souvent, elles forment entre elles un angle obtus (65 % des cas), qui varie entre 120 et 180° (fig. 38). Les feuilles (F3) et (F4) naissent encore plus séparées dans le temps, et les *variations de l'angle de divergence sont encore plus grandes. Elles sont comprises entre 90, 130 et 180°* (fig. 37, 39 et 40). Dès la germination, les feuilles se disposent donc d'une manière très irrégulière autour de la tigelle, marquant le passage d'une disposition à tendance opposée vers une disposition alterne.

Mais si l'on considère les positions relatives des feuilles les unes par rapport aux autres sur la tigelle, des contacts existent entre les divers segments caulinaires des feuilles limitées par leurs insertions foliaires. Ils correspondent aux *contacts parastiques* de CHURCH (1920). Ce sont des contacts de même ordre pour le même groupe de parastiques ou spires plus ou moins redressées (BRAVAIS, 1837 a) qu'on peut tracer le long de la tige pour relier les traces foliaires entre elles jusqu'au sommet. Ces parastiques remplacent, dans un feuillage alterne, la spirale génératrice qu'on ne peut tracer par suite de certaines oscillations de l'angle de divergence. CHURCH a établi que pour les plantes à feuillage alterne, les divers contacts parastiques sont de formulation mathématique simple, appartenant à des séries.

Chez les *Drosera*, malgré les grandes irrégularités de la position des premières feuilles, les contacts parastiques qui s'établissent à la germination correspondent déjà au *système 1+2+3* (fig. 41). Par exemple, les feuilles (F3) et (F4) peuvent se rapprocher toutes deux de (F1), rarement de (F2), sans que leurs contacts soient rompus (fig. 39). *Les irrégularités angulaires sont compensées par le chevauchement plus ou moins grand des feuilles très embrassantes.* Les parastiques, réguliers pour une partie des cas, peuvent comporter dans d'autres des changements importants de courbure.

PLANTEFOL (1947), qui a étudié l'établissement des contacts au sommet végétatif, accorde plus d'importance à ceux qui ont lieu quand les feuilles sont encore méristématiques ou en partie méristématiques et capables d'exercer une influence inductrice les unes sur les autres. Il définit alors les *hélices foliaires* non seulement par la *contiguïté* des

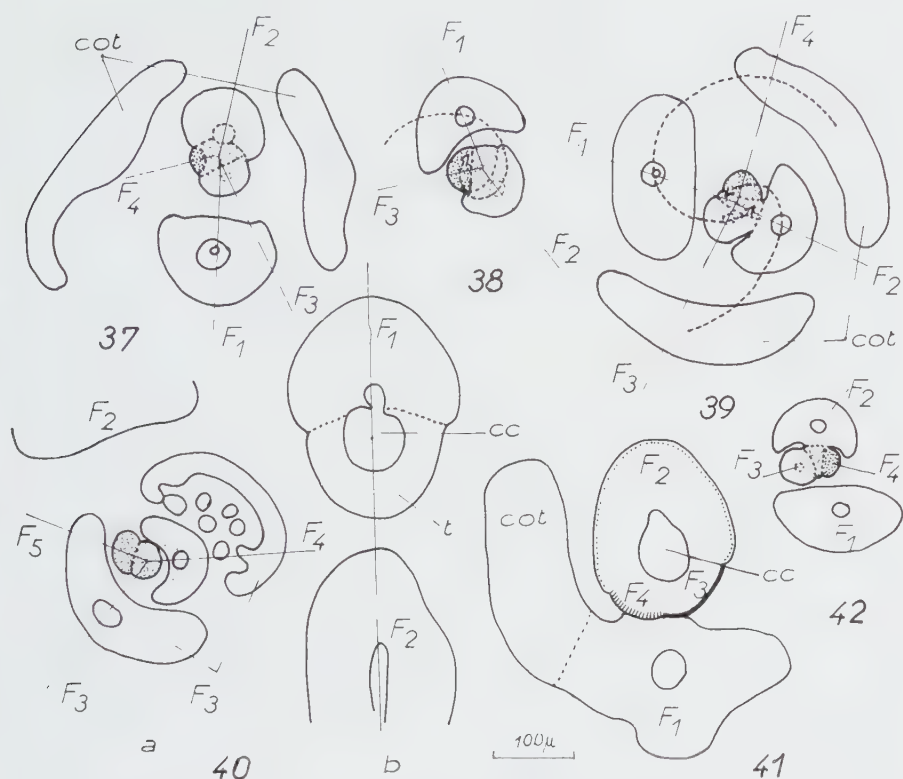


FIG. 37. — Apex du *D. rotundifolia* à l'initiation de la feuille F_4 . Grande variation de l'angle de divergence : $120^\circ < \widehat{F_1 F_2} < 180^\circ$; $\widehat{F_3 F_4} \# 90^\circ$, F_3 situé dans le plus petit angle $\widehat{F_1 F_2}$ (non conforme à la théorie du plus grand espace disponible).

FIG. 38. — Une seule hélice foliaire semble définie au stade de l'initium F_3 par le contact méristématique F_2, F_3 .

FIG. 39. — Autre apex du *D. rotundifolia* au stade du quatrième primordium F_4 . Pas de contiguïté F_3, F_4 ; les contacts F_4, F_2 ne sont pas méristématiques; 2 hélices foliaires définies seulement par contiguïté. $120^\circ < F_3 F_4 < 180^\circ$.

FIG. 40. — Apex du *D. rotundifolia*. a) Au stade de cinquième primordium foliaire F_5 . Angles de divergence plus réguliers. b) Pour la même plantule $\widehat{F_1 F_2} = 180^\circ$; cc, cylindre central; t, tige.

FIG. 41. — Contacts 1 + 2 + 3 de l'apex juvénile du *D. rotundifolia*. Fusion entre F_1 et un cotylédon cot.

FIG. 42. — Apex du *D. intermedia* au stade du quatrième initium F_4 . Idem fig. 40.

segments caulinaires d'une même hélice, mais aussi et surtout par la continuité méristématique de leurs unités foliaires au point végétatif (soubassements et insertions foliaires). Cette continuité correspondrait à une continuité de formation due à la propagation dans le sens d'une hélice d'un centre générateur de feuilles.

Chez le *Drosera* à la germination, les contacts 1 entre feuilles successives s'établissent généralement très tôt. Un tel contact a lieu entre l'insertion foliaire encore méristématique d'une jeune ébauche (*F2*) et le soubassement foliaire de l'initium (*F3*) (fig. 38).

Par contre, le contact 2 entre l'insertion de la grande ébauche (*F2*) et le soubassement du jeune initium (*F4*) n'est pas méristématique (fig. 37). Dans ces cas, il ne semblerait exister qu'une seule hélice foliaire.

Mais le contact 1 peut s'établir plus tardivement (fig. 39 ou 42). Une seule hélice ne serait alors définie que par continuité méristématique sans contiguïté, tandis que deux hélices par contiguïté, mais sans continuité.

Comme dans le cas d'apex adultes (voir chapitre V), la réduction de l'apex est suivie du rapprochement des feuilles (contact plus précoce ici entre feuilles consécutives), mais avec en plus une réduction de l'angle de divergence correspondant à une forte réduction de l'apex. L'exiguïté de l'apex peut être à l'origine des fusions fréquentes entre les cotylédons et la première feuille (fig. 41) ou entre les premières feuilles. Faut-il interpréter ce phénomène comme une fusion ou une tentative de fusion de deux centres générateurs de feuilles de l'embryon (deux cotylédons), et l'établissement provisoire d'une seule hélice foliaire où la règle de continuité serait respectée ? En tous les cas, la régression de la phyllotaxie est consécutive comme à l'état adulte à la régression du fonctionnement apical, après l'initiation des cotylédons (inactivité de l'apex), mais aussi à ses irrégularités (activités d'initiation, de régénération et d'accroissement général réparties d'une manière irrégulière au cours des plastochrones). Ceci expliquerait les irrégularités de la propagation des centres générateurs.

La naissance des premières feuilles ne semble pas toujours conforme à la théorie du plus grand espace disponible (SNOW et SNOW, 1931), selon laquelle une feuille naît dans le plus grand espace disponible entre les feuilles plus âgées (fig. 37 pour *F3*), comme l'a déjà remarqué LOISEAU (1959) sur l'*Impatiens*. Ce fait pourrait s'expliquer par le changement *a posteriori* des angles de divergence (croissance inégale du point végétatif ou des segments foliaires).

5° Résumé. — Au cours de la germination, l'organisation primordiale se transforme en une organisation nouvelle moins rudimentaire. La radicule s'enrichit d'une coiffe ou avorte. L'apex caulinaire encore très réduit produit essentiellement des feuilles. Il est constitué de cellules échappées à l'organogénèse foliaire. Il forme pourtant un *corpus* qui contribue à sa croissance en hauteur, prélude à celle de la future tige. Par suite de la réduction de l'apex, les cellules apicales axiales ont des propriétés histogènes très nettes.

D. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE LA GERMINATION

1° *L'embryon de la graine humide printanisée* est, au point de vue cytologique, semblable à celui de la graine humide non printanisée. Il comporte des *cellules très riches en paraplasme*, et par suite très pauvres en cytoplasme. Celles-ci sont bourrées de *grains d'aleurone qui sont déjà en partie hydratés*, mais les grains d'amidon, très rares, ne se trouvent que dans les cotylédons. *Les régions de l'épicotyle, de l'hypophyse et du prodesmogène axial se distinguent par un paraplasme moins abondant* (grains d'aleurone plus petits) comme au début du réveil germinatif (fig. 23 b et pl. VI, fig. 1). Les noyaux sont encore lobés et ont de petits nucléoles. Les noyaux des graines sorties du réfrigérateur comportent souvent de nombreux filaments chromatiques, plus ou moins épais (fig. 21 et 22). *Cette structure rappelle un début de prophase* que nous avons déjà observée sur les noyaux embryonnaires, juste avant la maturation de la graine (pl. IV, fig. 3). Ils sont pourtant à l'état quiescent puisqu'ils perdent cette structure peu à peu, avant de subir les premières mitoses.

Cette structure serait due à une altération provoquée par le froid (GENEVÈS, 1957; M^{re} MAGIN, 1960); les graines printanisées dehors et ayant subi des températures plus clémentes ne la possèdent plus. Elle proviendrait d'une perte d'eau de la matière nucléaire, phénomène semblable à celui qui a lieu par dessiccation lors de la prématuration de la graine. Le chondriome, *très peu chromophile*, alors que les grains d'aleurone le sont beaucoup, est difficile à distinguer (voir plus haut). Dans les graines à peine gonflées, les mitochondries granuleuses semblent former des chaînettes, prélude à leur confluence. Ceci est conforme aux observations de BUVAT (1952), et d'autres auteurs après lui. Dans les graines printanisées, et restées longtemps à l'humidité, le chondriome comporte aussi des bâtonnets. Les proplastes sont un peu plus chromophiles.

2° *L'évolution des structures cellulaires.* — En même temps que des *modifications nucléaires* que nous avons déjà signalées, les cellules embryonnaires des graines printanisées subissent, au début de la germination, des *modifications importantes du chondriome, du cytoplasme et des vacuoles*, inverses de celles qui se passent avant la maturation de la graine. Elles correspondent non seulement à une *hydratation plus poussée* des cellules, mais sans doute aussi à l'*utilisation d'une partie des matières de réserves des grains d'aleurone*.

Toutes ces modifications suivent le chemin *acropète* le long de l'embryon que nous avons décrit pour l'évolution des noyaux. L'hypophyse est touchée d'abord, les cotylédons en dernier lieu, en commençant par les basales et les ventrales cotylédonnaires. Le sommet des cotylé-

dons est atteint fort tardivement. Les réserves amylacées et protéiques de l'albumen commencent alors à être digérées à leur tour. Les cellules axiales de l'épicotyle sont parfois atteintes après les cellules latérales.

Tandis que les grains d'aleurone s'hydratent davantage, les vacuoles qui les contiennent augmentent de volume. Les réserves protéiques, qui y forment des précipités dus à la fixation, deviennent moins sidérophiles (pl. VI, fig. 1 et 2). Elles sont utilisées progressivement (pl. VII, fig. 1 et 2) et disparaissent après les premières mitoses (pl. VIII, fig. 1). Les globuloïdes demeurent plus longtemps. On en trouve encore dans les grandes vacuoles de l'hypocotyle différencié. Tandis que leurs matières protéiques sont digérées, les grains d'aleurone hydratés se transforment en petites vacuoles mitochondriformes qui peuvent s'associer en réseau fin dans les méristèmes apicaux (pl. VII, fig. 1 et 2). Elles s'associent et confluent en vacuoles plus grandes dans les parenchymes en voie de différenciation.

Le cytoplasme devient plus dense et plus sidérophile, sans doute par suite de la production d'ARN (voir plus loin) conservé dans les fixations de Regaud.

Quant au chondriome quasi invisible de l'embryon, il devient également *plus sidérophile* avant la fin de la régularisation des noyaux (pl. VI, fig. 1). Contrairement aux premiers stades de la germination des graines qui n'ont pas besoin d'être printanisées (BUVAT, 1952; LANCE, 1958), les chondriosomes, à ce moment-là, ne sont plus punctiformes, mais sont *déjà en partie associés en chondriocontes et en bâtonnets*. Les proplastes sont les plus chromophiles; ils sont très nombreux, de sorte que le chondriome paraît peu abondant, du moins au début. C'est que l'on assiste à *une forte différenciation de plastes* qui tendent également à envahir tous les méristèmes dès avant les premières mitoses et se continuent après (pl. VI, fig. 1 et 2).

Il nous semble que ce phénomène de différenciation précoce des plastes caractérise chez le *Drosera* le *passage très précoce du jeune embryon à la vie autotrophe*. En effet, il ne peut être question ici de conditions défavorables de nutrition qui se traduisent ordinairement par des phénomènes semblables. La lumière ne peut avoir qu'un effet très limité au début, comme l'atteste la comparaison de fixations de graines germées à la lumière ou à l'obscurité (1). Mais son action est précoce : les plastes s'imprègnent déjà de chlorophylle avant que la radicule ne perce la seconde enveloppe de la graine. Ils élaborent aussi de l'amidon que l'on trouve seul dans les graines germées à l'obscurité.

(1) Cependant, les graines de *Drosera* semblent être photo-sensibles comme celles étudiées par TOOLE (1959). L'ensemble des deux facteurs, lumière et température, influencent le taux des germinations. A 25°, ce taux est de 10 % pour les semis placés à l'obscurité, de 60 % pour ceux exposés à la lumière, taux atteint également par les premiers quand on les expose finalement à la lumière.

3° *L'évolution cytologique des différents territoires embryonnaires à la germination.* — a. — LE MÉRISTÈME RADICULAIRE SUBTERMINAL ET LE PRODESMOGÈNE AXIAL sont déjà marqués au réveil germinatif par des plastes plus petits, un chondriome plus abondant, et des vacuoles aleuriques plus petites en général que le reste de l'axe hypocotylé (pl. VI, fig. 1 et 2; pl. VII, fig. 1 et 2). Cette distinction devient bientôt plus nette par *l'accentuation de la différenciation des cellules hypocotylaires supérieures* avec le grossissement des plastes chlorophylliens amylières (comparer *mrs*, pl. VII, fig. 3 et *ah*, pl. VIII, fig. 1).

C'est là une preuve de plus de l'inexistence d'un méristème hypocotylaire supérieur. Le prodesmogène supérieur (pl. VIII, fig. 1) qui est un peu moins méristématique que le prodesmogène inférieur (pl. VII, fig. 3) se différencie en se transformant en procambium (réduction des plastes) (pl. VIII, fig. 2, *pr*).

Le méristème radiculaire est le premier à former des tannins, d'abord dans l'assise externe (pl. VII, fig. 3). Apparaissant aussi à l'obscurité, ils ne sont donc pas élaborés uniquement sous l'influence de la lumière; dans ce dernier cas, ils sont pourtant plus abondants et servent certainement de protection.

Remarque. — Les cellules corticales du méristème radiculaire ont très souvent des caractères peu méristématiques comme déjà chez l'embryon (pl. VI, fig. 2).

b. — LES TRANSFORMATIONS CYTOLOGIQUES DE L'HYPOPHYSE ET L'ÉLABORATION DE LA COIFFE PAR LES CELLULES INTERNES *hi*. — Au début de la germination, le peu d'activité des cellules hypophysaires n'est guère marqué que par le maintien de petits nucléoles (pl. VI, fig. 2 et pl. VIII, fig. 2), sauf pour les cellules *h'* qui vont se diviser anticlinement (pl. VI, fig. 2), 2 *h'* donnant 4 *h'*. Elles se distinguent bien des cellules radiculaires voisines par l'évolution de leurs vacuoles aleuriques dépourvues de globoïdes, évoluant rapidement en réseau. Ce réseau devient plus grossier dans les cellules extérieures (*he*) (pl. VII, fig. 3). De même, les plastes amylières deviennent plus gros dans ces dernières au moment où les cellules internes (*hi*), qui se sont agrandies, vont se diviser (gros nucléoles).

Cette tendance générale à la différenciation de l'hypophyse, prélude à l'avortement de la racine séminale, plus accentuée dans les cellules extérieures, nous permet de mettre en évidence *le mode de formation de la coiffe et de l'écorce de la racine à partir des cellules internes (hi)* quand elles se divisent. Sur la figure 1 de la planche IX, par exemple, les cellules supérieures issues des cellules (*hi*), de même que les cellules internes, sont plus méristématiques que les cellules basales ou latérales : les plastes sont plus petits et les vacuoles ne sont pas encore tannifères. La grosseur des cellules et leur position, la présence de méats et de quelques restes de membranes anciennes plus épaisses,

ainsi que la quantité et la grosseur des plastes permettent de les distinguer des cellules voisines du méristème radiculaire et des autres cellules hypophysaires, h' ou he, divisées anticlinement.

Le chondriome se présente ici sous l'aspect de mitochondries granuleuses, souvent disposées en chaînettes. Elles sont assez nombreuses dans le méristème radiculaire axial, beaucoup moins dans les cellules hypophysaires formant la coiffe ou dans les assises corticales où l'on trouve également des plastes. Cette forme est peut-être due à des altérations apportées par la fixation, peut-être à une différenciation difficile par l'alun, car sur d'autres préparations, faites à l'obscurité et pour *D. intermedia*, le chondriome comprend surtout des chondriocotes et des bâtonnets. Toutefois, même en présence d'une légère altération du chondriome, les caractères de différenciation des cellules basales ou latérales du méristème issu des cellules (hi) ne peuvent être faussés.

CONCLUSION. — *L'évolution cytologique des cellules (hi) et de leur descendance confirme l'interprétation que nous avons donnée grâce à l'étude histologique.*

c. — ASPECT CYTOLOGIQUE DU FONCTIONNEMENT APICAL ÉPICOTYLÉ. — *Les premiers signes de l'activité foliaire latérale* (pl. VII, fig. 1 et pl. VIII, fig. 1) sont surtout nucléolaires (diamètre nucléolaire atteignant 3 à 3,5 μ dans le primordium) et cytoplasmiques (cytoplasme dense et plus chromophile). Par suite de la digestion rapide des réserves aleuriques, les vacuoles s'étirent et confluent partiellement en petites vacuoles à contenu très dense. *Leurs plastes y sont plus gros que dans les cellules axiales*, car la différenciation précoce affecte d'abord les cellules latérales. Cependant, leur densité, ainsi que celle du chondriome, est plus grande.

Le réveil des basales et des ventrales cotylédonnaires est marqué également, malgré leur activité mitotique, par l'apparition de nombreux plastes qui se transforment rapidement en chloroplastes dans les cotylédons. Les réserves aleuriques sont moins vite digérées dans les basales cotylédonnaires.

Malgré son réveil tardif et son activité moindre (nucléoles moins gros), comme chez l'embryon, *la partie apicale axiale reste moins touchée par la différenciation des plastes* (pl. VIII, fig. 2). Le chondriome y demeure fin et les vacuoles en général chondriomiformes.

Conclusion. — Le petit apex réduit de la germination est ainsi beaucoup plus sensible à la différenciation qui l'atteint par la base et les côtés (pl. IX, fig. 2) qu'aux variations cytologiques dues à des différences d'activité cellulaire, lors de l'initiation foliaire ou de la restauration, toutes les cellules participant à cette dernière. L'apex demeure cytologiquement *un pôle de dédifférenciation*, sauf parfois en fin de régénération.

E. — RÉPARTITION DES ACIDES RIBONUCLÉIQUES
LORS DE LA GERMINATION

Seules les fixations des premiers stades nous donnent une idée assez exacte de la répartition des ARN dans les cellules. Dès l'apparition des tannins dans les vacuoles de l'assise externe de l'hypocotyle, les résultats commencent à être faussés d'abord pour l'hypocotyle basal, puis pour l'apex, les ébauches foliaires et les cotylédons à mesure que les tannins les gagnent. Les tannins, en effet, ont tendance à diffuser lors de la fixation, d'abord dans les cellules où ils se trouvent, puis dans les autres tissus, à mesure que leur quantité augmente au cours de la germination. Ils sont révélés par le test à la ribonucléase qui ne décolore plus les préparations.

a) *Dans la graine printanisée, restée dans les Sphaignes*, au début de l'action de températures plus douces, on retrouve la même topographie de l'embryon après coloration à la Pyronine, que lors de la maturation de la graine : très légère teinte dans les régions hypocotylaires basale et axiale. Toutefois, fait nouveau, la Pyronine colore également l'hypophyse (fig. 43 a).

b) *Le réveil des cellules embryonnaires* s'accompagne d'une production d'ARN cytoplasmiques en même temps que nucléolaires correspondant à l'augmentation du volume nucléolaire et à la régularisation des noyaux, comme le montre l'intensification de la coloration à la Pyronine (fig. 43 b). *L'augmentation de la taille des nucléoles n'est donc pas seulement consécutive à une hydratation plus poussée, mais également à l'augmentation de la production et de l'accumulation des ARN nucléolaires.* Cependant, sur les fixations de Regaud, chez le *Drosera*, on ne peut pas évaluer la richesse des nucléoles en ARN d'après leur sidérophilie, car elle peut être amoindrie par une forte perte d'ARN lors de ces fixations. Celle du cytoplasme se conserve mieux.

c) Le fort enrichissement des cellules en ARN met en évidence *l'activité prolifératrice du méristème radiculaire subterminal et du prodesmogène axial* de l'hypocotyle (fig. 43 d et e), tandis que dans l'épicotyle, c'est surtout *l'activité organogène foliaire latérale de l'apex* (fig. 43 d et f) *et sa régénération* à la base des cotylédons (fig. 43 e). *L'initium et surtout le primordium foliaire* (fig. 43 f) apparaissent ainsi beaucoup plus actifs que la partie axiale de l'apex.

d) L'activité de la partie axiale de l'apex est, elle, *intermittente* et relativement *faible*. Elle débute après la première initiation foliaire (fig. 43 e) au moment de la formation du *corpus*; elle se ralentit à la fin de la régénération (fig. 43 g).

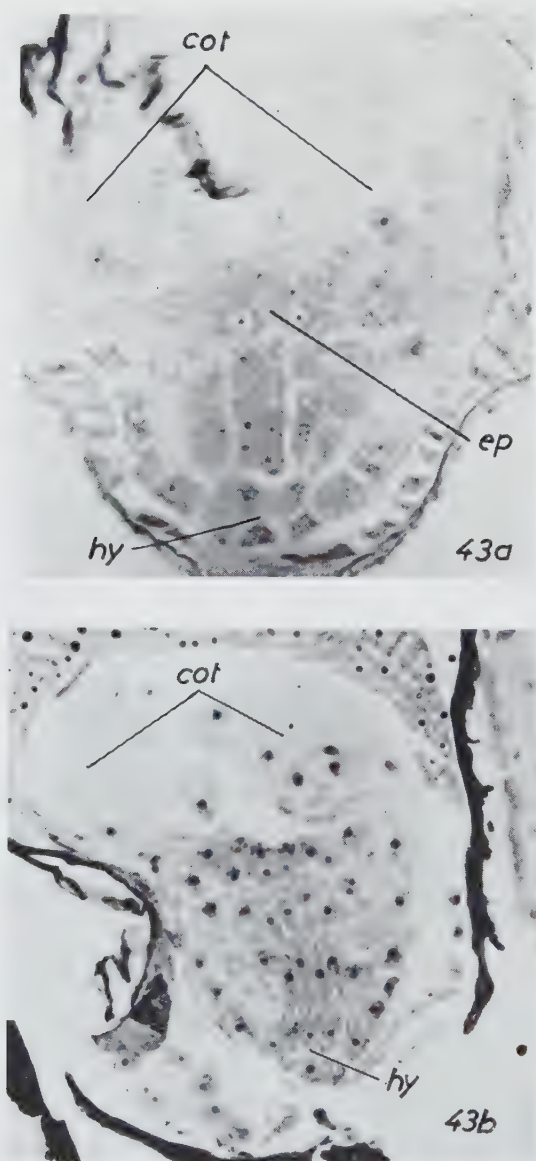


FIG. 43 a à g.

Répartition des ARN lors de la germination de la graine du *Drosera* (méthode de BRACHET).

- a) Embryon d'une graine printanisée, avant sa germination. Nucléoles très petits. Très légère teinte à la Pyronine à la base et dans l'axe de l'hypocotyle et dans l'hypophyse *hy*. b) Embryon au début du réveil germinatif. Forte coloration et grossissement des nucléoles. Accentuation de la coloration du cytoplasme en respectant les régions précédentes. Cotylédons *cot* encore épargnés. c) Embryon de graine conservée 7 jours à l'obscurité et à la température constante (25°). Même aspect, mais cytoplasme presque incolore. d) Germination de 3 jours. La forte coloration du cytoplasme et des nucléoles à la Pyronine montre la grande richesse en ARN des cellules en croissance active : premier initium foliaire *i*, prodes-

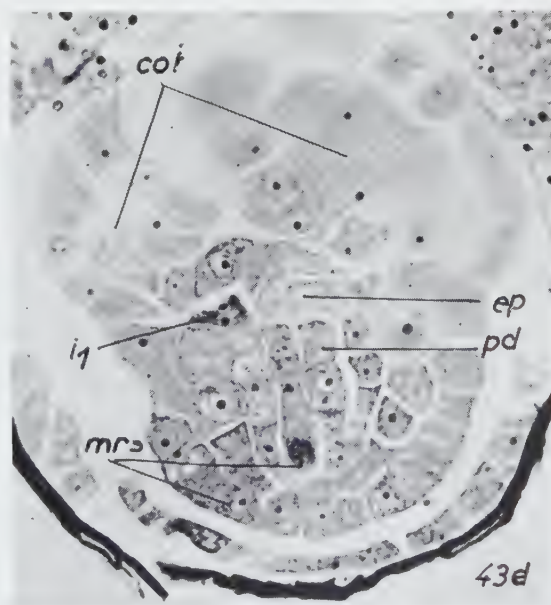
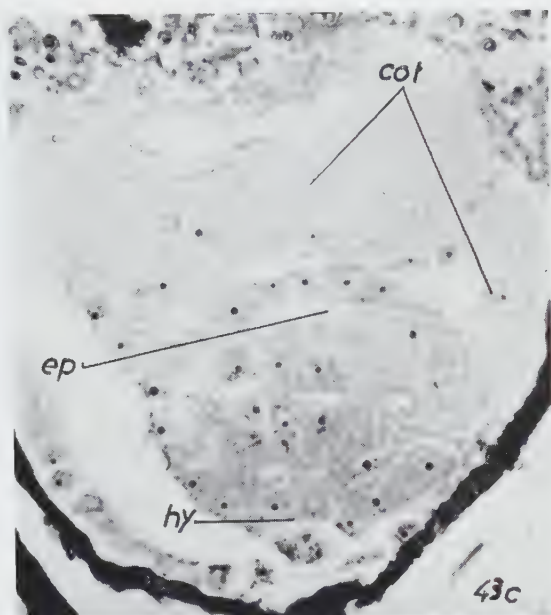
Ces résultats confirment donc ceux trouvés par l'étude histologique et cytologique, comme lors de l'embryogénèse.

Remarques. — Quand le réveil est lent, pour des graines placées deux à trois semaines au froid (2 à 4°), l'enrichissement en ARN est surtout nucléolaire, le cytoplasme restant très pauvre. Il en est de même pour les petites graines retardataires placées dans de mauvaises conditions (température constante, obscurité) (fig. 43 c). L'enrichissement en

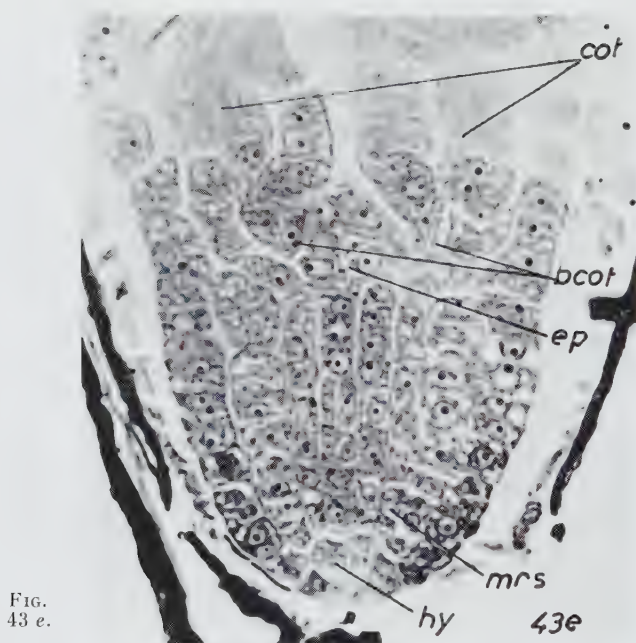
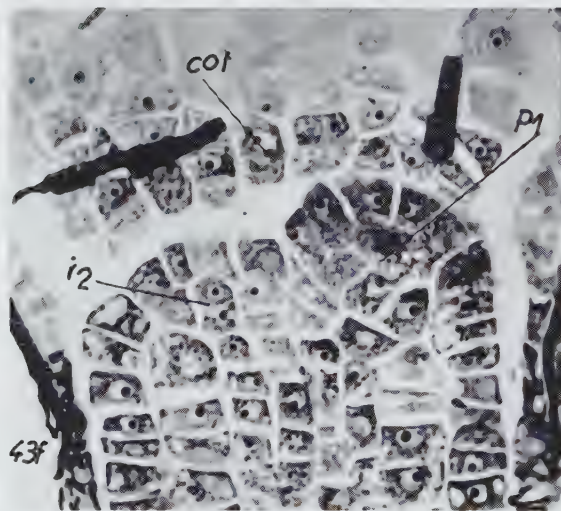
FIG. 43 (suite).

mogène axial *pd* et méristème radiculaire subterminal *mrs*. Cellules de l'axe hypocotylé supérieur moins coloré mais à très gros nucléole (augmentation de taille). Epicotyle axial *ep* et hypophyse moins colorés. **e)** Germination plus évoluée. Coupe passant par les cotylédons. Epicotyle *ep* bien coloré enrichi en ARN (division de l'assise sous-épidermique); de même pour les basales cotylédonnaires *bcot*. Hypophyse *hy* toujours inerte, peu colorée. Début des tanins épidermiques dans le méristème radiculaire subterminal *mrs*. **f)** Premier primordium foliaire *p₁* très coloré, très riche en ARN. Deuxième initium foliaire *i₂*, plus coloré que les cellules apicales axiales (formation du *corpus*). **g)** Apex à la surrection du deuxième primordium foliaire *p₂*. Méristème apical *ma* moins coloré dans l'axe que latéralement.

(Voir les figures 43 *e*, *f* et *g*, pp. 340 et 341.)



ARN du nucléole peut donc être indépendant de celui du cytoplasme et le précéder. Ces données vont dans le sens de l'hypothèse selon laquelle c'est le nucléole qui présiderait à l'élaboration des ARN du cytoplasme.

FIG.
43 e.FIG.
43 f.

F. — CONCLUSION

Le *Drosera* se singularise par une *organisation embryonnaire très rudimentaire* (absence de procambium, de méristème médullaire et de méristème de coiffe), ce qui n'est peut-être pas sans rapport avec une *manifestation très précoce des phénomènes de différenciation*.

Ces phénomènes apparaissent très tôt chez l'embryon, dans le sus-

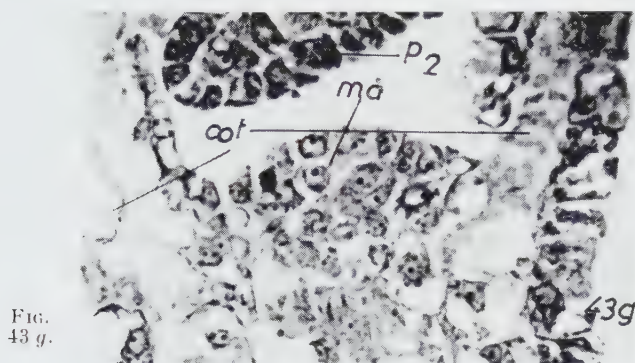


FIG.
43 g.

penseur et l'hypophyse, et gagnent l'axe primordial puis l'apex caulinaire encore à peine ébauchés, après un maximum de dédifférenciation et de richesse en ARN atteint par l'embryon sphérique. Ils se manifestent plutôt par une *amylogénèse intense* qu'une vacuolisation poussée, et par une *réduction généralisée de la production d'ARN nucléolaire et cytoplasmique* des cellules.

Ils aboutissent à la *maturation précoce de la graine* et à une *vie autotrophe prématurée* (avant la formation des feuilles), avec un développement d'organes rudimentaires, racicule provisoire et cotylédons privés de système conducteur.

Il faut sans doute aussi imputer *l'origine de l'avortement de la racine séminale* à un début de différenciation, déjà chez l'embryon, des cellules corticales jusque dans le méristème radiculaire subterminal.

Les phénomènes de différenciation précoce exercent une influence sur la *structure cytologique de l'apex caulinaire au début de son fonctionnement*. Les cellules des initiums cotylédonnaires ou foliaires bien que plus riches en ARN que les cellules apicales axiales, peu ou pas actives, sont pourtant davantage touchées par les phénomènes de différenciation des plastes (amylifères ou chlorophylliens) et de vacuolisation. (D'où le développement réduit des cotylédons et des premières feuilles.)

Les cellules apicales axiales, malgré leur activité réduite, se distinguent par le maintien d'une partie des caractères méristématiques acquis à la genèse de l'apex (pôle méristématique).

La transformation de l'organisation primordiale rudimentaire en une organisation juvénile plus évoluée a lieu au cours de la germination. Elle se fait grâce à *l'activité histogène des cellules apicales axiales* : formation du *corpus* à partir de la deuxième assise tunicale provisoire ou du *méristème de la coiffe* et de *l'écorce* à partir des cellules hypophysaires internes de la racicule. En même temps prend naissance le procambium hypocotylaire axial de la première trace foliaire. L'apex caulinaire présente alors une *structure temporairement homogène*, mais avec une tendance à la différenciation des cellules apicales axiales en fin de régénération.

CHAPITRE IV

NÉOFORMATION DE MÉRISTÈMES APICAUX LORS DU BOURGEONNEMENT PÉTIOLAIRE

Les néoformations qui se produisent sur des fragments d'organes peuvent provenir, chez le *Drosera*, de la *prolifération de cellules adultes* appartenant aussi bien à des *feuilles* qu'à des *tiges* ou à des *inflorescences*. Ce mode de multiplication végétative est très courant en automne où des bourgeons se forment sur les vieilles feuilles avant qu'elles ne se décomposent dans les Sphaignes. On peut l'obtenir *in vitro* à partir de fragments de limbe ou de pétiole. Le bourgeonnement du limbe a lieu presque toujours à la base d'un tentacule (sur des centaines de bourgeons nous n'en avons trouvé qu'un seul formé indépendamment), ce qui complique son étude. Nous lui avons préféré le bourgeonnement pétiolaire dont l'étude est plus simple. Les quelques observations réalisées sur les autres bourgeonnements ont suffi pour nous persuader que, chez le *Drosera*, toutes ces néoformations se ressemblent.

I. — HISTORIQUE

Les néoformations provenant de la dédifférenciation de cellules chez les feuilles isolées ou les fragments de feuille ont préoccupé les savants depuis longtemps.

A. — CAS GÉNÉRAL DU BOURGEONNEMENT ÉPIPHYLLE

Les divers auteurs ont surtout recherché l'*origine du bourgeonnement épiphyllé* en suivant son développement. Les critères qu'ils emploient sont beaucoup plus d'ordre anatomique et histologique que cytologique (formes et dimensions des cellules, direction des cloisons, parfois densité du cytoplasme, présence ou absence de chloroplastes ou d'amidon).

Le bouturage des feuilles du *Begonia rex* a été étudié par HARTSEMA (1926). Les bourgeons ont une origine épidermique; les racines se forment à partir de couches profondes. HARTSEMA est le seul à observer les premières modifications cytologiques des cellules qui se divisent.

Chez le *Saintpaulia ionantha* (Gesnériacées), NAYLOR et JOHNSON (1937) trouvent également une origine différente aux deux méristèmes. Mais chez le *Crassula multicava* (Crassulacées), les bourgeons et les racines ont une origine uniquement épidermique (MC VEIGH, 1938).

Chez les Linaires, les bourgeons se forment généralement à partir de l'épiderme (WINKLER, 1903; M^{me} CHAMPAGNAT, 1951, 1958), quoique certains puissent être d'origine plus profonde (M^{me} CHAMPAGNAT, 1958).

Chez les Liliacées, les bulbilles sont parfois d'origine épidermique. C'est le cas de l'*Ornithogalum caudatum* étudié par LONAY (1902) ou de l'*Endymion nutans* et du *Hyacinthella* étudiés par CHOUARD (1931, 1933). WALKER (1940) trouve une origine plus profonde aussi bien pour les bourgeons que pour les racines qui naissent sur des feuilles écailleuses isolées.

Si l'origine des bourgeons et des racines épiphylls est très étudiée, peu d'auteurs traitent des problèmes relatifs à l'organisation des points végétatifs néoformés. CHOUARD (1933) remarque qu'une seule assise revêt le point végétatif à sa naissance et que les divisions d'initiation de la première feuille sont sous-épidermiques. Mais son étude est uniquement anatomique. Par contre, BUVAT (1944-1945) et M^{me} CHAMPAGNAT (1951) abordent les problèmes d'organisation des points végétatifs, comme d'ailleurs ceux de leur origine tant au point de vue anatomique que cytologique.

Après GAUTHERET (1942) qui étudie la dédifférenciation des tissus végétaux cultivés *in vitro*, BUVAT (1945) poursuit des études plus vastes sur les néoformations végétatives dans ses « Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales ». Au point de vue cytologique, BUVAT établit que le passage des cellules de l'état adulte à l'état méristématique organisé se fait généralement en deux phases. Au cours de la première, les cellules acquièrent l'état cytologique des cellules *méristématiques secondaires*. Les transformations intéressent surtout les chondriosomes et les plastides; ces derniers régressent sous forme de chondriosomes. La deuxième phase affecte par contre davantage le noyau, le cytoplasme et les vacuoles qui régressent énormément tandis que le cytoplasme augmente. L'état cytologique devient celui des cellules de *méristème primaire*. Mais pour les cellules épidermiques du *Brimeura amethystina*, les deux phases sont moins séparées.

Au point de vue anatomique, BUVAT montre les origines différentes que peuvent avoir les méristèmes caulinaires ou radiculaires suivant les espèces. D'autre part, il note que la construction des points végétatifs se fait en deux étapes. D'abord les cellules en voie de régression forment des *massifs cellulaires homogènes inorganisés*. Puis leur transformation en *massifs cellulaires organisés* de racines et de tiges se poursuit au fur et à mesure de la prolifération, par apparition de la polarité dans l'orientation des mitoses et l'élongation des cellules. Celle-ci ne résulte certainement pas du fonctionnement de quelques initiales apicales privilégiées, groupées en histogènes indépendants. « L'organogénèse résultant du fonctionnement des méristèmes néo-

formés ne paraît donc pas due à la prolifération de cellules prédéterminées, mais elle semble plutôt se produire aux dépens de cellules indifférentes sous l'effet d'actions intercellulaires. » *La zone des initiales reste ainsi étrangère à l'organogénèse*. Il s'agit de l'organogénèse de l'axe caulinaire ou radiculaire.

M^{me} CHAMPAGNAT (1951), se servant des résultats de BUVAT pour l'étude du bourgeonnement hypocotylaire chez le *Linaria triphylla*, montre alors que l'état méristématique primaire gagne d'abord les endroits du point végétatif où se forment les deux premières feuilles, et ce n'est qu'ensuite qu'il envahit tout l'apex, les cellules latérales de l'anneau foliaire restant toutefois plus méristématiques.

Il ne semble pas qu'il en soit toujours ainsi. Selon les travaux de BUVAT (1945) sur les néoformations végétatives, chez le *Cichorium intybus*, l'état méristématique primaire gagne le massif cellulaire au moment où il s'organise (formation de l'assise épidermique), mais l'activité prolifératrice devient la plus intense dans la « zone des initiales » où la différenciation est également la plus poussée.

B. — CAS DU *DROSERA*

Comme dans le cas général, le bourgeonnement épiphyllé du *Drosera* a surtout été étudié au point de vue de son origine.

NAUDIN le signale déjà en 1840 et lui trouve une origine endogène. Mais les auteurs ne sont pas d'accord avec ce résultat. WINKLER (1903), par exemple, montre que chez le *D. capensis*, le bourgeonnement épiphyllé a lieu à partir de cellules adultes de l'épiderme. Beaucoup d'auteurs, toutefois, ne décrivent surtout que les phénomènes externes ou notent leurs expériences, KIRSCHLEGER (1855) a trouvé des bourgeons épiphyllés sur le *D. longifolia*, NITSCHKE (1860) sur le *D. rotundifolia*, ainsi que GRAVES (1897), GROUT (1898), DIXON (1901), ROBINSON (1909) et DENNIS (1926). LEAVITT (1909) a reproduit le *D. binata*, le *D. dichotoma* et le *D. filiformis* par bourgeonnement de feuilles, GOEBEL (1908) le *D. binata* seulement. SALISBURY (1915) observe le bourgeonnement des feuilles du *D. rotundifolia* et du *D. intermedia*.

L'étude la plus importante est celle de BEHRE (1929), seul auteur qui ait décrit le mode de formation des *bourgeons de pétiole* déjà observés par ROBINSON (1909), en plus de tous les autres types déjà connus de néoformations chez les *Drosera*. D'origine uniquement épidermique pour les bourgeons de limbe, le point végétatif des bourgeons de pétiole serait, d'après lui, parfois d'origine épidermique, mais le plus souvent d'origine subépidermique dans la région non sommitale du pétiole, tandis qu'il serait d'origine double pour les bourgeons de tige. BEHRE aborde aussi l'étude cytologique des néoformations. Il note la disparition des chloroplastes et de l'amidon. Il suit les premières modifications nucléaires et l'augmentation du protoplasme des cellules qui se

divisent. Mais BEHRE s'appesantit davantage sur les premiers stades que sur la genèse du point végétatif.

VICKERY (1933) étudie la naissance de bourgeons épiphylls à la base de tentacules de *D. peltata* et *D. auricula*, deux espèces que BEHRE n'a pas étudiées. Il leur trouve une origine à la fois épidermique et méso-phyllienne. Du point de vue cytologique, il tient compte des changements du contenu cellulaire en amidon et en graisses. Mais ces dernières semblent être confondues avec les tannins. M^{lle} MOULAERT (1937) obtient des résultats similaires chez le *D. rotundifolia* quant à l'origine des bourgeons. Cependant, comme pour BEHRE, les problèmes d'organogénèse ne sont abordés que très sommairement.

Ces dernières études nous paraissent moins rigoureuses que celles de BEHRE, que les auteurs ne semblent pas connaître. BEHRE tient compte, par exemple, de la présence de vieilles membranes pour trancher sur l'origine du point végétatif.

II. — TECHNIQUES PARTICULIÈRES ET EXPÉRIENCES SUR LE BOURGEONNEMENT

Les feuilles sont posées à plat sur le coton humide des boîtes de Pétri, la face supérieure ou ventrale tournée vers le haut. Les pétioles sont sectionnés et fractionnés sur place en deux ou trois parties égales. Les boîtes sont mises à la lumière, dans les serres ou dehors sur les Sphaignes. On note les changements survenus par des observations journalières à la loupe binoculaire.

Pour une bonne fixation des bourgeons, nous avons isolé de minces fragments longitudinaux de pétioles comprenant les bourgeons, à l'aide d'une aiguille lancéolée très mince ou d'un éclat de lame de rasoir maintenu dans un équeriseur.

Nous avons expérimenté sur des pétioles de feuilles jeunes ou âgées, fonctionnelles ou non, sur des pétioles entiers ou des fragments, petits et gros, pris à divers niveaux du pétiole.

Des expériences sur des feuilles entières et les limbes nous ont servi de points de comparaison. Nous avons fait varier aussi la température, l'humidité et la lumière. Ces expériences ont porté sur les deux espèces de *Drosera* étudiées.

Nous avons ainsi déterminé les conditions correspondant à une forte production de bourgeons dans un minimum de temps. Ce sont :

1° L'utilisation de pétioles de feuilles âgées, à l'état de maturité, fonctionnelles ou non, bien que ceux des feuilles jeunes ou très âgées en forment aussi.

2° La fragmentation des pétioles en deux ou trois parties, en évitant les fragments trop petits qui peuvent aussi produire des bourgeons mais pourrissent plus facilement.

3° Une température journalière variable assez élevée (de 15 à 30° environ). Le bourgeonnement a lieu pour des températures plus basses d'automne (6 à 18°), mais avec beaucoup de retard : 30 à 50 jours au lieu de 7 à 20; ou, dans le cas de feuilles adaptées à l'action de la chaleur, pour des températures inférieures à 41°.

4° L'humidité, indispensable, ne doit pas être trop grande; elle risque de provoquer une condensation d'eau sur les pétioles et gêner les échanges gazeux.

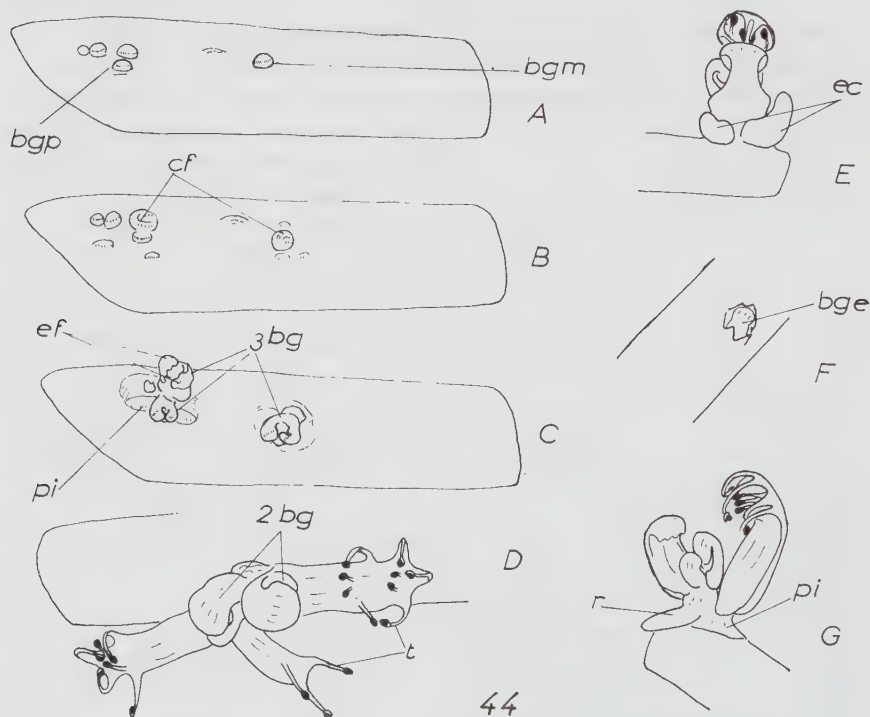


FIG. 44. — Bourgeonnement pétioleaire du *D. rotundifolia* (dessins au binoculaire $\times 35$). **A**) Bourgeons médians *bgm*, et postérieurs *bgp*, d'origine épidermique, au stade de renflement. **B** et **C**) Les mêmes au stade foliaire : formation d'une ou plusieurs crêtes foliaires *cf* se transformant en ébauches *ef* avant l'apparition des feuilles suivantes. **D**) Deux bourgeons accolés *bg* avec leurs premières feuilles pourvues d'un nombre réduit de tentacules *t*. **E**) Les deux premières feuilles d'un bourgeon réduites à des écailles sans tentacules *ec*. **F**) Bourgeon médian endogène *bge* avec une ébauche foliaire formée sous l'épiderme qui s'est déchiré. **G**) Racine adventive *r* sortie du pied du bourgeon, *pi*.

5° Une lumière assez forte, comme le préconise VICKERY, mais la lumière n'est pas indispensable; les bourgeons se forment également à l'obscurité, comme l'a expérimenté BEHRE avant nous. Le rendement est d'ailleurs bon avec une lumière moyenne, ce qui a l'avantage de ne colorer fortement en rouge que les endroits où se forment les bourgeons. En hiver, nous avons complété l'éclairage solaire déficient par celui de lampes à tubes fluorescents, pendant 12 heures par jour.

Mise en évidence de diverses catégories de bourgeons pétiolaires. — Bien que le lieu de formation des bourgeons soit varié, on peut distinguer *trois catégories de bourgeons pétiolaires* suivant leur emplacement : ceux proches des extrémités proximales ou distales par rapport au limbe (où d'ailleurs n'apparaît aucun tissu cicatriciel) ou bourgeons antérieurs et postérieurs, et ceux qui en sont éloignés ou bourgeons médians (fig. 44 A). Cette distinction n'est pas arbitraire. Elle est basée sur les statistiques suivantes, données par les tableaux I, II et III.

Par exemple, pour des pétioles coupés en deux du *D. intermedia* (tableau II, ligne 1), sur 54 bourgeons, 48 se sont formés près des extrémités, 6 seulement dans la région médiane des fragments. Cette proportion reste sensiblement la même quand on a affaire à des pétioles entiers, ou coupés en deux ou en trois parties de *D. rotundifolia* (tableau I et tableau II, ligne 2; tableau III). De plus, dans le premier

TABLEAU I. — CAS DES PÉTIOLLES ENTIERS

	NOMBRE DE BOURGEONS ANTÉRIEURS (CÔTÉ PROXIMAL)	NOMBRE DE BOURGEONS MÉDIANS	NOMBRE DE BOURGEONS POSTÉRIEURS (CÔTÉ DISTAL)
<i>D. intermedia</i> , juillet-août 1961, 20 jours de culture.	13 (précoces)	0	0
40 jours de culture.	15 (plus tardifs)	(uniquement 4 tardifs)	0
	-28	-4	-0
<i>D. rotundifolia</i> , juillet-août 1961, 20 jours de culture.	8 (précoces)	1 (précoc)	0
40 jours de culture.	12 (plus tardifs)	4 (tardifs)	2 (tardifs)
	-20	-5	-2

TABLEAU II. — CAS DE PÉTIOLLES COUPÉS EN DEUX PARTIES (transversalement)

	NOMBRE DE BOURGEONS DE LA MOITIÉ ANTÉRIEURE			NOMBRE DE BOURGEONS DE LA MOITIÉ POSTÉRIEURE		
	<i>Bourgeons</i>			<i>Bourgeons</i>		
	Ant.	Méd.	Post.	Ant.	Méd.	Post.
<i>D. intermedia</i> , oct.-nov. 1953, 50 jours de culture.	19	4	7	18	2	4
<i>D. rotundifolia</i> , mai-juin 1961, 40 jours de culture.	14	2	4	8	0	2

TABLEAU III. — CAS DE PÉTIOLÉS COUPÉS EN TROIS PARTIES

	NOMBRE DE BOURGEONS DU TIERS ANTÉRIEUR			NOMBRE DE BOURGEONS DU TIERS MÉDIAN			NOMBRE DE BOURGEONS DU TIERS POSTÉRIEUR		
	<i>Bourgeons</i>			<i>Bourgeons</i>			<i>Bourgeons</i>		
	Ant.	Méd.	Post.	Ant.	Méd.	Post.	Ant.	Méd.	Post.
<i>D. rotundifolia</i> , mai-juin 1961, 40 jours de culture.	13	2	4	10	1	2	2	0	1

cas, non seulement les *bourgeons antérieurs* (68 %) sont beaucoup plus nombreux que les *bourgeons postérieurs* (20 %) ou que les *bourgeons médians* (12 %) des fragments, mais encore les bourgeons formés sur la moitié antérieure sont plus nombreux que ceux formés sur la moitié postérieure.

De plus, les bourgeons antérieurs sont plus précoces que les postérieurs ou médians, et la différence est plus accentuée dans les pétioles entiers (tableau I). Les bourgeons de limbe, enfin, sont plus précoces que ceux de pétiole (7 jours au minimum au lieu de 12).

L'existence de ces différentes catégories de bourgeons est sans doute elle-même sous la dépendance de *facteurs hormonaux*. D'après des travaux récents (voir GAUTHERET, 1959), la néoformation de bourgeons serait due au transport polarisé d'hormones caulogènes dont l'action dépendrait de substances inhibitrices. Mais ce ne serait pas des auxines, bien qu'elles s'accumulent aux endroits où ont lieu ces néoformations.

La polarité traduite par ce bourgeonnement sur les pétioles isolés n'est pas la seule; une *polarité* apparaît encore entre la face supérieure organogène et la face inférieure qui ne produit jamais de bourgeons, même si le pétiole est tourné à l'envers. Ajoutons que la feuille entière ne comporte jamais de bourgeons pétiolaires, mais qu'on peut provoquer le développement de nouveaux bourgeons en détachant le pétiole ou en fractionnant les fragments déjà *cultivés en fragments plus petits*.

III. — OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES EXTERNES

En septembre, au bout de 18 jours de culture, parfois plus tard, dans certaines conditions lumineuses, les endroits où vont naître les bourgeons deviennent particulièrement riches en pigments anthocyaniques rouges, comme dans le cas de bourgeons de limbe signalé par M^{lle} MOUTAERT (1937). Il se forme ainsi des taches rouges localisées générale-

ment vers une extrémité du fragment pétioilaire plus rarement dans la région médiane, et s'étendant sur un certain nombre de cellules épidermiques de la face supérieure du pétiole. Ces taches se forment soit au-dessus de la nervure médiane, soit au-dessus de l'une des deux petites nervures latérales, conformément aux observations des auteurs. Parmi les cellules épidermiques allongées, certaines sont déjà renflées. C'est le *stade de pré-renflement allongé*. En 24 heures, ces pré-renflements s'arrondissent et deviennent parfois perceptibles à l'œil nu (fig. 44 A) : c'est le *stade de renflement*. Le lendemain, un bourrelet latéral apparaît sur le renflement et s'incurve au-dessus de la partie apicale restée plate (fig. 44 B). Ce bourrelet se partage souvent en deux ou plusieurs crêtes qui sont autant de primordiums foliaires : c'est le *stade foliaire*. Au bout de deux ou trois jours, les primordiums se transforment en ébauches (fig. 44 C) qui cachent le point végétatif. La région périphérique rougie, se rapportant souvent à plusieurs bourgeons, s'accroît, se bombe et forme le *pied*. Les premières feuilles ont un petit nombre de tentacules (fig. 44 D). Elles sont parfois réduites à des écailles ou à une lame allongée sans tentacules (fig. 44 E).

Les bourgeons apparaissent ainsi en majorité comme *superficiels*. Plus rarement, ils apparaissent *endogènes*, et sont alors formés sous l'épiderme qui se déchire (fig. 44 F). Ils concernent, dans ce dernier cas, uniquement des bourgeons tardifs, formés en plus de 30 jours, surtout dans la région médiane du pétiole.

La *racine* naît en général assez tardivement, après un, deux ou même quatre mois de culture *in vitro*, quand les premières feuilles sont déjà épanouies. Elles apparaissent sur la tige, mais parfois la racine sort du *pied* (fig. 44 G). La formation de la racine pouvant avoir lieu dans un laps de temps trop vaste, et d'autre part n'étant pas signalée assez tôt par des phénomènes externes, nous n'avons pas pu faire une étude détaillée de son développement. Mais sa structure rappelle celle de la racine séminale.

Les bourgeons néoformés donnent des plantes adultes normales.

IV. — ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU BOURGEONNEMENT

Nous avons abordé cette étude dans une Note aux Comptes Rendus (1953) que nous compléterons ici.

A. — ANATOMIE DU PÉTIOLE

Sur des coupes de pétiole pratiquées sur le vivant ou après fixation et double coloration à l'Hématoxyline et à la Safranine, on distingue un épiderme supérieur ou ventral et un épiderme inférieur ou dorsal, tous deux *chlorophylliens et amylières*, contrairement à l'affirmation

de certains auteurs (SOLEREDER, 1908), chez les deux espèces de *Drosera* étudiées. Ils sont composés de cellules allongées ($120\ \mu$ sur $25\ \mu$) à noyaux allongés et à petit nucléole (1 à $1,5\ \mu$). Ces épidermes portent d'assez nombreux *stomates* et des poils épidermiques (glandes sessiles et poils plus allongés). Ils sont fortement tannifères.

— Un mésophylle chlorophyllien formé de cellules plus irrégulières

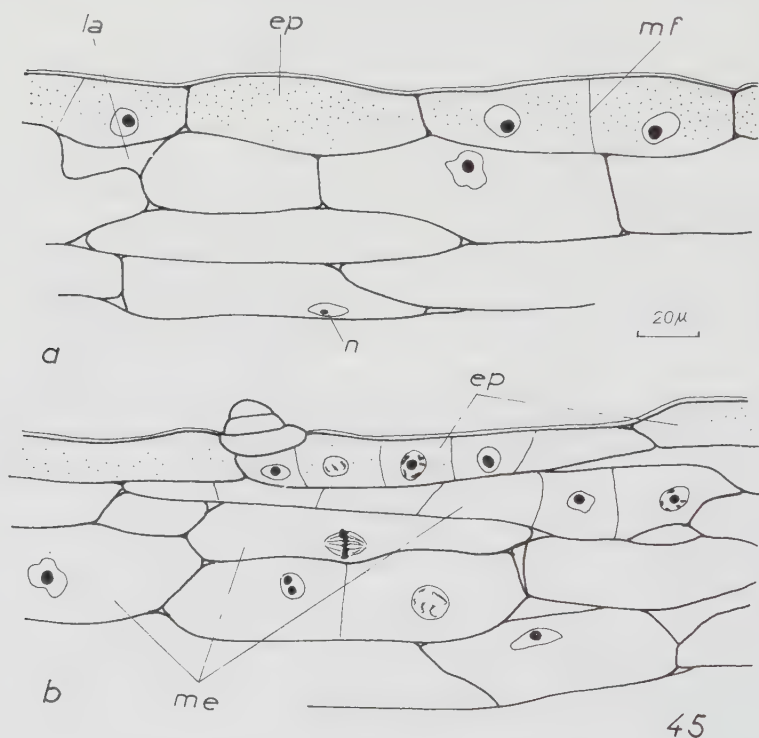


FIG. 45. — Bourgeonnement de pétiole du *D. rotundifolia*. Coupe longitudinale. **a)** Premières divisions anticlines des cellules épidermiques *ep*. Régularisation de la forme du noyau et grossissement du nucléole. *mf*, membrane fine nouvelle; *la*, lacune; *n*, petit noyau à petit nucléole d'une cellule plus profonde, n'ayant pas subi de transformation. **b)** Extension de ces divisions aux couches sous-jacentes du mésophylle *me*. (Navachine-Hématoxyline.)

avec des méats et des lacunes, cellules comportant ou non des tannins.

— Une nervure médiane et deux petites nervures latérales, comprenant du xylème et du phloème, un parenchyme plus ou moins tannifère et une enveloppe de cellules fortement tannifères. Comme l'a décrit BEHRE (1929), ces dernières ont parfois certaines parois épaissies (sclérenchyme formant une gaine non continue). Les nervures latérales rejoignent assez rapidement la nervure centrale avant la base du pétiole chez le *D. rotundifolia*, à l'extrême base du pétiole chez le *D. intermedia* adulte.

B. — LES PREMIÈRES MANIFESTATIONS MITOTIQUES

Les premières manifestations mitotiques ont lieu dans *des cellules banales de l'épiderme supérieur*. Il y en a souvent au voisinage des cellules stomatiques et des poils, mais non d'une manière exclusive comme le suggère BEHRE. Les cellules stomatiques et les cellules distales des poils demeurent toujours inchangées.

Ces divisions sont *d'abord anticlines* (fig. 45 a) et partagent les cellules allongées en des files de cellules plus petites (fig. 45 b). Elles sont précédées du *grossissement des nucléoles* déjà observé par BEHRE dans le cas de bourgeons de limbe : le diamètre nucléolaire atteint 3,5 et 4 μ . Des divisions également anticlines peuvent avoir lieu *secondairement* dans les couches sous-jacentes du mésophylle (fig. 45 b).

Par la suite, l'évolution de la prolifération peut se produire suivant *des modalités différentes*, selon qu'elle s'accroît dans les cellules-mères épidermiques ou dans les cellules sous-jacentes.

C. — ORIGINE ÉPIDERMIQUE DU POINT VÉGÉTATIF NÉOFORMÉ

C'est le cas le plus fréquent.

1° Le stade de pré-renflement inorganisé. — Des divisions *périclines* et quelquefois *obliques* font suite aux divisions précédentes, en priorité *dans les cellules épidermiques*, et s'accompagnent de nouvelles divisions anticlines (fig. 46). Elles donnent naissance à de petites cellules aux cloisons fines, logées à l'intérieur des membranes plus épaisses des cellules-mères qui prennent la forme de petits renflements allongés. Les cellules médianes se divisent en général plus activement. Dans ces pré-renflements formés très rapidement (moins de 12 jours), les divisions restent presque exclusivement épidermiques. Mais l'impulsion prolifératrice s'étend le plus souvent aux tissus sous-jacents, jusqu'au parenchyme fasciculaire lui-même, dont les nucléoles grossissent beaucoup. Cependant toutes les cellules n'évoluent pas en même temps; certaines prolifèrent plus vite, paraissant induire les divisions voisines.

2° Le stade de renflement organisé. — *Là où la prolifération est la plus active, dans une ou plusieurs cellules épidermiques*, le renflement s'accroît (fig. 47). Il est maintenant formé d'un *petit méristème* auquel se joignent les cellules issues de la prolifération des tissus sous-jacents. Les cellules de la base de la production épidermique et les cellules remaniées du mésophylle, d'abord en simple contact (fig. 46), évoluent en un *tissu commun* qui raccorde le méristème aux tissus du pétiole.

A ce stade de renflement arrondi, *l'épiderme du futur bourgeon*

s'individualise. Il forme une assise continue, fortement tannifère (*aet*) dans la partie médiane du renflement méristématique, par l'arrêt des divisions périclinales des cellules superficielles. Leurs divisions

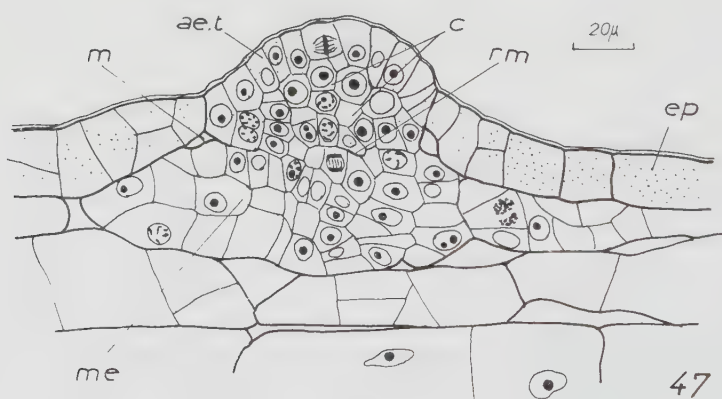
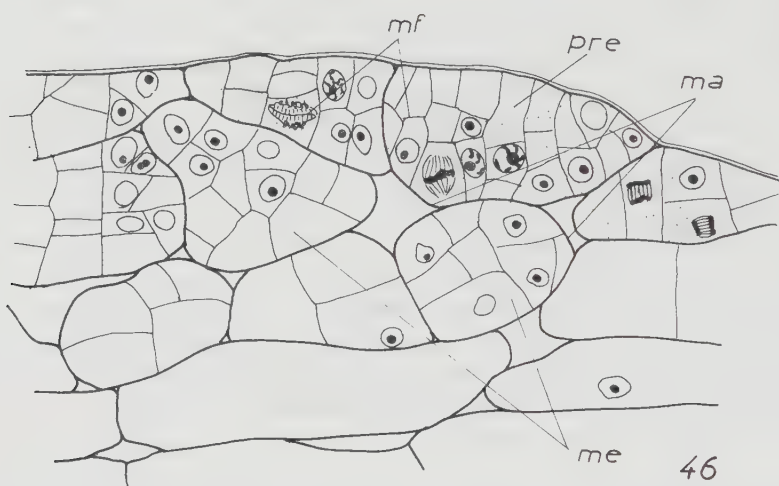


FIG. 46. — Stade de pré-renflement inorganisé, *pre*, du bourgeonnement pétioleaire d'origine épidermique du *D. rotundifolia*. Coupe longitudinale. Divisions surtout périclinales des cellules épidermiques s'étendant aux couches sous-jacentes *me*. *ma*, membranes anciennes épaisses; *mf*, membranes fines, nouvelles. (Navachine-Hématoxyline.)

FIG. 47. — Stade de renflement arrondi organisé d'un bourgeon pétioleaire d'origine épidermique du *D. rotundifolia*. Coupe longitudinale axiale. Nouvelle assise épidermique axiale fortement tannifère *aet* (en pointillé), non formée sur les bords, *c*, corpus; *m*, méats; *rm*, reste de membrane ancienne; *me*, cellules recloisonnées d'origine mésophyllienne ne participant pas au méristème apical du bourgeon. (Navachine-Hématoxyline.)

deviennent uniquement antielines. L'assise sous-épidermique, au contraire, n'est pas continue. Le massif apical ne comporte donc, à son début, qu'une seule assise tunicale et un corpus (*c*) sous-jacent.

L'origine épidermique du méristème apical est encore reconnaissable à la continuité des anciennes couches cellulaires, marquée par la présence de restes de vieilles membranes ainsi que d'anciens méats et lacunes (fig. 47, *m* et *rm*).

A partir de ce stade, la prolifération s'atténue puis s'arrête tout



FIG. 48. — Bourgeonnement pétioleaire du *D. rotundifolia*. Renflement aplati en croissance horizontale. Arrêt de la prolifération dans les cellules-mères voisines (petits nucléoles). Mêmes notations. (Navachine-Hématoxyline.)

autour du bourgeon ou des bourgeons accolés (fig. 48), tandis qu'elle continue dans le méristème apical et les tissus médians ou latéraux de raccordement.

3° Les premières formations foliaires. — Très tôt, accompagnant l'individualisation de l'épiderme, l'apex nouveau subit une croissance horizontale dans une ou deux directions et s'aplatit (fig. 48). Cette croissance se fait surtout dans les cellules latérales de l'apex dans le sens de la longueur de la bouture. Elle est suivie de divisions répétées, surtout périclinales des cellules sous-épidermiques de flanc, divisions qui initient ainsi la première ou les deux premières feuilles (fig. 49 et 50).

Pendant l'initiation foliaire, dans la partie médiane mésophyllienne du bourgeon, et plus latéralement dans les tissus de raccordement, ont lieu des divisions longitudinales répétées initiatrices du procambium (*pr*) (fig. 49). Ce dernier forme déjà un cordon axial, ramifié à la base, lors de la surrection de la première feuille (fig. 50).



FIG. 49. — *Idem*. Stade foliaire : initiation foliaire latérale i_2 (très gros nucléoles) des cellules sous-épidermiques. p_1 , début de primordium à surrection non verticale; pr , procambium; dpa , divisions péricleines axiales sous-épidermiques, non initiatrices, du *corpus c.* (Navachine-Hématoxyline.)



FIG. 50. — *Idem* plus avancé. i_2 à divisions péricleines des cellules sous-épidermiques. pr , cordon procambial axial bien développé, ramifié à la base, se prolongeant vers le primordium foliaire p_1 . (Navachine-Hématoxyline.)

Parfois, certains de ces primordiums, surgis très tôt, restent peu méristématiques et évoluent en écailles foliaires dépourvues de procambium comme les cotylédons (fig. 51).

Comme chez l'embryon, la formation des feuilles est extrêmement précoce et accompagne l'individualisation du renflement apical.

4° *Processus de régénération dans le point végétatif néoformé.* —

La régénération est souvent peu active dans les apex fortement réduits par la surrection d'un primordium foliaire très embrassant. Le point végétatif peut même avorter : le bourgeon se réduit alors à une seule feuille, pourvue d'un ou plusieurs tentacules. La surrection des écailles



FIG. 51. — Bourgeonnement pétiolaire du *D. rotundifolia*. Formation d'une écaille foliaire peu méristématique *ecf* (petits nucléoles, persistance des tannins sous-épidermiques — en pointillé), mais prolifération active de l'apex en croissance horizontale. (Navachine-Hématoxyline.)

foliaires entame moins l'apex (fig. 51). C'est aussi le cas d'apex formés initialement de la juxtaposition de deux cellules épidermiques (fig. 50). Des divisions périclinales et anticlines plus nombreuses ont lieu alors dans les cellules apicales sous-épidermiques formant le *corpus* axial et agrandissent l'apex. En même temps, des initiations nouvelles se produisent latéralement. L'apex peut ainsi grossir plus rapidement que lors de la germination de la graine.

5° *Evolution de l'apex vers une organisation de plantule.* — Les divisions des cellules sous-épidermiques axiales deviennent plus ou moins tôt uniquement anticlines, réalisant une deuxième assise tunicale aux dépens du *corpus* (fig. 52). Le procambium encore axial se forme à partir du prodesmogène axial et remonte jusqu'au *corpus*.

Malgré une activité foliaire si précoce, le point végétatif du bourgeon ne possède pas, au début, d'anneau initial et de méristème d'attente : l'activité de régénération touche toutes les cellules apicales (fig. 51).

Toutefois, assez vite, les cellules épidermiques axiales se divisent moins et accumulent des tannins. Au stade de 4 feuilles développées, par exemple, un petit méristème moins actif, touchant principalement



FIG. 52. — Apex d'un bourgeon pétiolaire néoformé du *D. rotundifolia*, à 4 feuilles : deux assises tunicales *ae* et *ase* et un *corpus c*; *ma*, début du méristème d'attente uniquement épidermique (tannins déformant les noyaux à la fixation). *i6* et *e5*, derniers initium et ébauche foliaire; *pr*, procambium. (Navachine-Hématoxyline.)

l'épiderme, est mis en évidence (fig. 52). L'organisation provisoire du méristème est alors acquise et l'apex ne diffère pas de celui d'une plantule.

D. — ORIGINE ENDOGÈNE DE CERTAINS BOURGEONS

Dans des cas plus rares (bourgeons tardifs), les divisions d'épaississement des pré-renflements commencent dans l'assise sous-épidermique plus tôt que dans l'assise épidermique, et la *prolifération s'accroît davantage dans les cellules mésophylliennes que dans les cellules épidermiques* (fig. 53) dont la *dédifférenciation s'arrête plus ou moins vite*. L'origine des points végétatifs est alors *interne*. Elle est évidente au stade de renflement organisé (fig. 54). Une assise souvent continue de cellules, issues de cellules-mères épidermiques qui ne se

divisent plus, et reconnaissables à leurs membranes épaisses, coiffe alors un massif de cellules plus petites, organisées ou sur le point de l'être. *L'assise superficielle avortée* sera déchirée aux stades suivants,

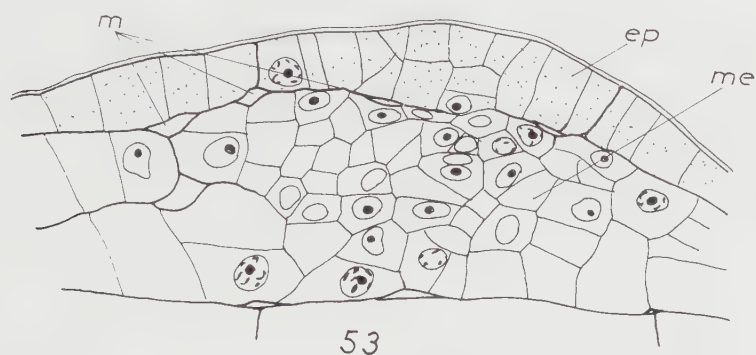


FIG. 53. — Bourgeonnement pétiole du *D. rotundifolia*. Pré-renflement inorganisé où les divisions péricleines du mésophylle *me* l'emportent sur celles de l'épiderme tannifère *ep*. *m*, méats. (Navachine-Hématoxyline.)

FIG. 54. — Bourgeonnement pétiole du *D. rotundifolia*. Renflement organisé d'origine endogène, avec une assise épidermique fortement tannifère *aet*, développé sous l'épiderme *ep* peu cloisonné du pétiole. *c*, *corpus*. (Navachine-Hématoxyline.)

libérant un nouvel épiderme, sous-jacent. L'évolution ultérieure ne diffère pas de celle d'un bourgeon d'origine épidermique.

Des cas intermédiaires existent où la prolifération des cellules épidermiques réussit à peine à construire un point végétatif, alors que celle des couches sous-jacentes tend à devenir prépondérante.

E. — SUR LES CONDITIONS DE FORMATION DE BOURGEONS D'ORIGINES DIFFÉRENTES

Dans une première étude (1953) se rapportant à des bourgeons pétiolaires de différentes catégories, nous n'avons observé, malgré l'abondance du matériel étudié, que des néoformations d'apex d'origine épidermique. Par la suite, nous avons obtenu, comme BEHRE, des cas de points végétatifs endogènes parmi toutes les catégories de bourgeons pétiolaires, à l'exception, semble-t-il, de ceux formés au sommet du pétiole. Les bourgeons endogènes se *forment tous assez tardivement*, après 30 à 50 jours de culture *in vitro*. Les bourgeons d'origine épidermique sont au contraire de *formation plus ou moins précoce* (entre 12 et 30 jours).

La position des bourgeons à des niveaux différents du pétiole n'interviendrait ainsi dans la détermination de leur origine externe ou interne que pour autant qu'elle se trouve en rapport avec cette formation rapide ou lente, où les conditions externes du milieu ne jouent qu'un rôle secondaire par rapport à celui de la circulation et de la concentration d'hormones. Ces constatations s'appuient sur les résultats suivants :

— Les bourgeons du sommet pétiole sont toujours d'origine épidermique (bourgeons hâtifs) et les plus nombreux.

— Les bourgeons formés sur les autres parties du pétiole, sectionné ou non, sont soit d'origine épidermique avec plutôt des cas intermédiaires (bourgeons assez précoces), soit endogènes (bourgeons tardifs).

V. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE

La pénétration du fixateur de Regaud dans les fragments de pétioles cultivés *in vitro* est en général mauvaise. Des exceptions ont été obtenues, pour des feuilles peu riches en tannins, dans les cas de bourgeons hâtifs. Cependant, l'étude du chondriome a été presque impossible à cause de son peu de chromophilie. Nous avons effectué une *étude vitale de contrôle* du système vacuolaire et des plastes, celle du chondriome ne portant que sur des cellules adultes.

A. — LES PHÉNOMÈNES DE DÉDIFFÉRENCIATION CELLULAIRE

Ces phénomènes accompagnent le réveil de l'activité mitotique des cellules épidermiques adultes du *Drosera* dont la cytologie diffère peu de celle de bien d'autres plantes. On note seulement *la présence peu*

commune de chloroplastes amyliifères dans l'assise épidermique (pl. X, fig. 1). Cependant, au lieu de se produire en deux étapes comme chez la plupart des plantes étudiées par BUVAT, ils ont lieu *assez progressivement*, affectant *simultanément*, surtout dans l'assise épidermique, les noyaux, le cytoplasme, les plastes et le système vacuolaire.

1° Les transformations nucléaires. - Le premier signe de l'activité cellulaire nouvelle est le grossissement considérable des nucléoles dont nous avons déjà parlé. S'y ajoute l'accroissement du volume nucléaire (fig. 45). Par la suite, malgré les divisions répétées des cellules et la diminution de leur volume, le volume du nucléole varie peu.

Dès les premières divisions, le noyau change de forme. Fusiforme ou lobé, il s'arrondit puis se régularise assez rapidement (fig. 45 a et b). Il s'allonge de nouveau lors des premières divisions périclinales pour reprendre la forme arrondie ou ovale dans le petit renflement méristématique, où il n'est plus déformé par les enclaves cytoplasmiques.

Les colorations au Feulgen des noyaux d'un massif cellulaire rajeuni montrent des différences nucléaires suivant le degré de dédifférenciation des cellules. Les noyaux actifs du renflement épidermique ont un fin réseau serré en plus des petits chromocentres (pl. II, fig. 14 et 15). Ceux situés sur les bords et en voie de différenciation ont un réseau très lâche. Ils sont beaucoup plus petits, de même que leur nucléole. Les noyaux des deuxième et troisième couches mésophylliennes moins actifs sont parfois plus gros, mais leur réseau est beaucoup moins serré (pl. II, fig. 16 et 17).

2° L'amylogénèse et la régression des plastes chlorophylliens amyliifères. — Pendant la culture *in vitro* des pétioles, leurs cellules sont le siège d'une amylogénèse intense. L'amidon qui forme souvent des grains composés s'accumule dans les chloroplastes qui augmentent de volume, tandis que la matière plastidiale s'amincit (pl. X, fig. 2 a). Le volume vacuolaire peut être ainsi fortement réduit.

Au cours de la dédifférenciation, il se produit une régression de ces chloroplastes amyliifères qui ressemble à celle décrite par BUVAT chez *Brimeura*. Lors des premières divisions cellulaires, la matière plastidiale se condense en certains endroits, tandis que les réserves amyliifères régressent (pl. X, fig. 2 b, c et 3). Bientôt, les chloroplastes ordinaires sont reconstitués, comprenant les régions plus sidérophiles où la matière plastidiale est plus épaisse (pl. X, fig. 4). Puis ils se dépigmentent en se segmentant (pl. X, fig. 5). Ils diminuent de taille (pl. X, fig. 5 et pl. XI, fig. 1) et se réduisent à de petits plastes plus ou moins allongés, renflés parfois à une extrémité ou aux deux. Ils ne seront réduits à l'état de chondriosomes fins que lors de l'évolution ultérieure du point végétatif. Ils restent encore, au moins en partie,

sous forme de plastes, dans l'apex et dans les premiers initiums et primordiums foliaires (pl. XI, fig. 1 et 2 a et b).

L'évolution du chondriome est plus difficile à suivre. Il se présente sous forme de chondriocotes et de mitochondries dans la cellule adulte en survie, vivante ou fixée (pl. I, fig. 1; pl. X, fig. 1). Nous en avons retrouvé sous cette forme sur les fixations lors des premières divisions (pl. X, fig. 3 et 4), mais dans le renflement nous n'avons pas réussi à les différencier, à quelques exceptions près (pl. XI, fig. 1).

3° *L'évolution du cytoplasme et des vacuoles.* — Nous avons observé sur le vivant la formation d'un réseau de vacuoles d'abord grossier lors des premières divisions, de plus en plus fin lors de la formation du renflement épidermique. Leur contenu fortement réfringent grâce aux tannins est coloré par des pigments anthocyaniques. Dans certains initiums ou primordiums particulièrement méristématiques, ce réseau peut se morceler en de minuscules vacuoles arrondies ou allongées. Dans d'autres, moins méristématiques (écailles), le réseau demeure.

Dans les meilleures de nos fixations, les précipités de tannins conservent souvent la forme des vacuoles (pl. X, fig. 4 et 5).

Devenir des tannins. — Lors de la différenciation, seules les cellules du nouvel épiderme conservent des vacuoles tannifères. Les tannins des cellules du *corpus* sont destinées à disparaître. Si l'on en retrouve encore quand le bourgeon possède une à deux feuilles développées, on n'en trouve plus au stade de quatre feuilles. Au stade de renflement organisé, une partie des vacuoles des cellules du *corpus* est déjà dépourvue de tannins (pl. XI, fig. 1). Ces vacuoles présentent parfois des précipités sidérophiles. Celles qui conservent encore des tannins forment, comme les précédentes, un réseau de petites vacuoles plus ou moins continu, ou bien une vacuole spéciale plus grande contenant un gros globule de précipité tannifère (*gt*), qui n'est peut-être qu'une altération due à la fixation (confluence vacuolaire). De toute façon, la disparition des tannins des cellules méristématiques du *corpus* chez ces bourgeons néoformés indiquerait que ces substances ne sont pas forcément des déchets.

Enrichissement des cellules en cytoplasme. — Bien que le réseau vacuolaire soit fin au premier stade de pré-renflement (pl. X, fig. 5), il est extrêmement serré, et le cytoplasme interstitiel est encore peu abondant. Par la suite, lorsque le renflement s'arrondit et devient plus méristématique, les vacuoles tiennent de moins en moins de place, le cytoplasme devient plus abondant et plus dense, et retient davantage les colorants (pl. XI, fig. 1).

B. — MARCHE DE LA DÉDIFFÉRENCIATION
LORS DE LA GENÈSE DE L'APEX ET DES PREMIÈRES FEUILLES

1° *Le pré-renflement inorganisé n'est pas homogène.* — Il n'apparaît pas de différences cytologiques sensibles entre les petites cellules issues des divisions anticlines. Ces différences se manifestent au cours des divisions d'épaississements des pré-renflements. De même que la prolifération, les phénomènes de dédifférenciation s'accroissent dans la *région médiane* des bourgeons, où la méristématisation atteint les tissus mésophylliens adjacents. La régression des chloroplastes amylofères y est plus poussée que sur les bords du pré-renflement, et le réseau vacuolaire y est moins grossier (pl. X, fig. 5).

Si dans le pré-renflement il n'existe pas de polarité nettement établie, elle s'esquisse déjà par ces différences cytologiques dues à des différences d'activité prolifératrice entre les cellules. Mais il n'y a pas, pour autant, de cellules spécialisées à partir desquelles découleraient toutes les divisions.

2° *Etablissement de la polarité du renflement organisé.* — La polarité se précise lors de la formation du renflement arrondi organisé. La *zone apicale axiale* devient la *plus méristématique* par accentuation des caractères précédents (pl. XI, fig. 1). Elle forme alors un *pôle de dédifférenciation cellulaire* limité non à quelques cellules initiales, mais à un ensemble de cellules apicales axiales. Ces cellules y ont été jusqu'à présent les plus actives. Elles possèdent un gros noyau, un gros nucléole dont le diamètre mesure 3,5 μ environ, alors que les nucléoles latéraux sont parfois plus petits (2,5 μ). La régression des chloroplastes y est beaucoup plus avancée, sinon complète (petits plastes souvent allongés, au lieu des gros plastes parfois encore amylofères). Le système vacuolaire est également réduit par rapport aux régions basale et latérales, bien que parfois une vacuole tannifère assez importante y soit encore présente. Le cytoplasme y est plus dense et plus chromophile. A ce stade, la différenciation de l'axe du futur bourgeon est donc déjà amorcée dans ses parties latérales et basale. En même temps, l'induction de dédifférenciation ne s'exerce plus sur les tissus voisins qui commencent à se redifférencier.

3° *Les centres de dédifférenciation foliaires.* — Les centres de dédifférenciation foliaires n'apparaissent qu'ensuite. Leur apparition est précoce dans les régions latérales, et les cellules sont encore peu dédifférenciées, ce qui retarde leur développement (pl. XI, fig. 2 a et b). Dans le cas d'écaillés, le réseau vacuolaire des cellules épidermiques reste relativement grossier dans l'initium évoluant en primordium dont la différenciation ventrale (*dv*) est très précoce. D'importantes quantités de tannins demeurent dans leurs tissus sous-épidermiques (pl. XI, fig. 2 a). On y trouve également des plastes au moins aussi importants que dans la région apicale axiale.

VI. — CONCLUSIONS
SUR L'ÉTUDE DES NÉOFORMATIONS PÉTIOLAIRES

L'étude histologique et cytologique tend à démontrer l'apparition d'une *polarité très précoce*, puisqu'elle se manifeste déjà au sein de massifs cellulaires inorganisés, tant dans les phénomènes de *prolifération* que dans ceux de *dédifférenciation* cytologique. Comme pour les néoformations étudiées par BUVAT, la *polarité se précise* lors de la transformation progressive des massifs cellulaires inorganisés en massifs organisés. L'établissement de la polarité n'est donc pas le résultat de la prolifération de « cellules initiales » spéciales.

De sorte que, comme chez le *Cichorium intybus* (BUVAT, 1944-1945), l'état *méristématique* gagne d'abord la zone *apicale axiale*. Toutefois, l'état méristématique de l'apex n'est pas aussi accentué que chez le *Cichorium*. Il faut peut-être l'imputer aux conditions externes de culture, en particulier à l'exposition directe à une forte lumière. Peut-être aussi à des conditions internes (forte amylogénèse comme chez le *Brimeura*).

L'état *méristématique* ne touche à son tour les flancs de l'apex que *secondairement*, lors de l'initiation foliaire. Suivant, semble-t-il, que les régions latérales de l'apex sont déjà plus ou moins différenciées, les phénomènes de *dédifférenciation* foliaire y sont plus ou moins poussés et aboutissent soit à la formation d'écailles foliaires, soit à celle de feuilles typiques.

L'activité de la région apicale semble se maintenir *malgré* l'activité plus ou moins grande de la feuille en formation. La région apicale ne comprend qu'un nombre réduit de cellules, toutes actives lors de la régénération. L'anneau initial de PLANTEFOL n'existe donc pas encore à ces premiers stades du fonctionnement apical.

Il ne semble pas en être de même pour les bourgeons hypocotylaires du *Linaria triphylla*. M^{me} CHAMPAGNAT (1951) ne trouve d'abord pas de différences cytologiques entre les cellules du petit méristème formant le renflement épidermique. Les premières différences n'apparaissent qu'avec l'organogénèse foliaire latérale où les phénomènes de *dédifférenciation* s'accroissent, marquant la naissance de l'anneau initial qui se perpétue lors des phénomènes d'initiation et de régénération.

En somme, lors du bourgeonnement pétiolaire, la genèse du point végétatif caulinaire se fait d'une manière beaucoup *moins régulière* que chez l'embryon de la graine.

CHAPITRE V

ONTOGÉNÈSE APICALE VÉGÉTATIVE

Nous traiterons seulement de *l'ontogénèse de la tige*.

I. — DONNÉES HISTORIQUES SUR L'ONTOGÉNÈSE DE LA TIGE

L'étude de l'organisation apicale de la tige a donné naissance à diverses théories sur le fonctionnement du point végétatif. Ces théories ont souvent été rappelées au cours de ces dernières années (Foster, 1939 b, 1941 a; Wardlaw, 1953; Buvat, 1952-1955; Miss Esau, 1953; CAMEFORT, 1956; M^{me} LANCE, 1958). Nous n'en donnerons donc que les traits les plus caractéristiques, aussi bien sur les Angiospermes que sur les Gymnospermes ou les Ptéridophytes dont l'étude est inséparable.

A. — THÉORIES ANCIENNES, BASÉES SUR L'ÉTUDE DES FILIATIONS CELLULAIRES

Elles sont nées à l'époque où l'observation des membranes était seule possible.

1° *L' « initiale apicale » unique.* — Des préoccupations phylogéniques ont amené NAEGELI (1845) et HOFMEISTER (1851) à comparer les apex des Ptéridophytes avec ceux des Gymnospermes. Pour ces auteurs, l'apex des Filicales est occupé par une grande cellule pyramidale ou *initiale apicale*, à partir de laquelle dériveraient tous les tissus de la tige, par des cloisonnements successifs (fig. 55 a). HOFMEISTER (1857) signale une initiale terminale chez des *Cupressus*, chez le *Picea excelsa*, l'*Abies balsamea* et le *Zamia longifolia*, et veut étendre sa théorie de l'initiale apicale unique aux Angiospermes.

2° *Les « histogènes » de Hanstein.* — L'interprétation de HOFMEISTER est mise en doute par les travaux de CASPARY (1859) sur *Aldrovandia*. L'auteur explique le fonctionnement du point végétatif

de ces Angiospermes par le jeu de *trois initiales superposées*. Pourtant, ce n'est que bien plus tard que les travaux de HANSTEIN (1870) font prévaloir une conception géométrique nouvelle en rapport avec celle de CASPARY. D'après HANSTEIN, trois « histogènes » ou feuilletts distincts et superposés seraient responsables de la formation des tissus des Angiospermes, et cela dès le stade embryonnaire. Ce sont : *le dermatogène* pour l'épiderme, *le périblème* pour l'écorce et *le plérôme* pour le cylindre central. A chacun de ces histogènes correspondent des initiales

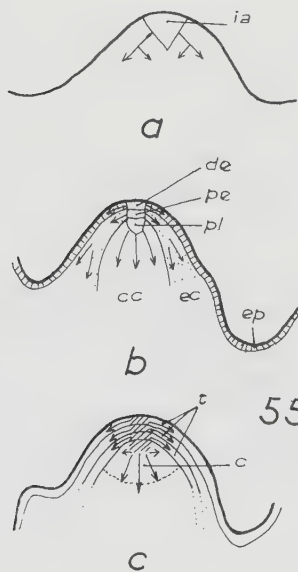


FIG. 55.

Schémas d'interprétation.

- a) Apex de Ptéridophyte. *ia*, initiale apicale unique dont dériveraient tous les tissus de la tige. b) Point végétatif d'Angiosperme (selon HANSTEIN). *de*, initiales du dermatogène à l'origine de l'épiderme *ep*; *pe*, celles du périblème, à l'origine de l'écorce *ec*; *pl*, celles du plérôme, à l'origine du cylindre central. c) Point végétatif d'Angiosperme (selon SCHMIDT). *t*, *tunica* donnant les tissus périphériques; *c*, *corpus* donnant les tissus centraux.

apicales axiales dont il tire son origine (fig. 55 b). La destinée des cellules serait ainsi rigoureusement prédéterminée.

La théorie des « histogènes » s'est avérée défectueuse pour la plupart des plantes où la descendance des cellules n'est pas si rigoureusement prédéterminée.

3° *La « tunica » et le « corpus » de Schmidt.* — Pour les Angiospermes, SCHMIDT (1924) trouve des résultats à peu près semblables à ceux de KOCH (1891) pour les Gymnospermes. D'après lui, l'apex des tiges comprend deux zones cyto-histologiquement différentes (fig. 55 c) : le *corpus* central formé de cellules isodiamétriques assez vacuolisées, à divisions non régulièrement orientées, et la *tunica* qui le recouvre, à petites cellules au cytoplasme dense, disposées en assises régulières, à mitoses uniquement anticlines. Cette régularité n'est perturbée qu'aux endroits où sont initiées les feuilles, les mitoses y étant alors périclinales.

Cette conception assez souple a permis d'interpréter nombre d'apex, les deux régions envisagées ne correspondant aucunement aux « histogènes ». Ainsi, la *tunica* peut contribuer à la formation, non seulement

de l'écorce mais aussi du cylindre central. Toutefois, les expériences de SATINA, BLAKESLEE et AVERY (1940) sur des chimères périclines, obtenues sur les germinations de *Datura stramonium* par traitement à la colchicine, ont fait penser que chacune des assises tunicales et le *corpus* ont des destinées histologiquement précises (germ layers). Mais les expériences de DERMEX (1947-1953) sur d'autres chimères périclines obtenues sur *Oxycoccus* montrent que les « germ layers » ont une descendance souvent mêlée. Ces expériences démontreraient également l'importance des cellules apicales axiales dans l'ontogénèse du méristème apical, car, comme pour le fonctionnement des histogènes, on fait appel à l'existence d'« initiales apicales ». M^{me} LANCE (1958) a montré l'insuffisance de cette démonstration. Avérée juste pour de nombreux Angiospermes (SCHUEP, 1926; CROSS, 1939; FOSTER, 1935; LOUIS, 1935; etc.), cette zonation a été étendue à tort à différentes Lycopodiales (HÄRTEL, 1938), et d'une manière assez formelle aux Gymnospermes où la première assise subit souvent des divisions périclines sans rapport avec l'initiation foliaire (« corpus nu » de KORODY, 1937). Les apex de Cycadées et de *Ginkgo* ne s'interprètent pas non plus en termes de *tunica* et de *corpus* (FOSTER, 1938, 1939 a, 1940, 1941 b, 1943).

Par la suite, d'ailleurs, des études spéciales (SCHNABEL, 1941; BOKE, 1941-1951; BALL, 1941) ont montré que la zonation de SCHMIDT ne s'appliquait pas à toutes les Angiospermes.

B. — THÉORIES MODERNES DE L'INITIATION APICALE AXIALE

Elles sont basées surtout sur la recherche des filiations cellulaires, mais aussi sur celle de *l'activité cellulaire*, rendue possible grâce à des moyens plus poussés d'investigation, par l'étude cytologique, physiologique, etc.

Devant les échecs assez nombreux de la théorie *tunica-corpus*, divers auteurs ont cherché à s'appuyer davantage sur la cytologie pour expliquer la structure des apex, sans abandonner d'ailleurs l'étude des filiations cellulaires.

1° *La « zonation apicale »* (FOSTER, 1938 à 1943), *première mise en évidence d'une zone périphérique latérale plus active.* — Dans ses travaux sur les Gymnospermes, les Cycadales (*Dioon edule*) et quelques autres Préphanérogames, FOSTER distingue quatre zones principales (exemple *Microcycas*, fig. 56 a) qui sont :

— *La zone d'initiation* (1) (initiation zone) ou zone apicale de surface. La descendance des cellules qui subissent des divisions périclines converge vers la deuxième zone.

— *La zone des cellules-mères centrales* (2) (central mother-cells

zone), formée de grosses cellules vacuolisées qui concourent à la formation d'une partie de la troisième et de la quatrième zone.

— *La zone périphérique* (3) (peripheral zone) qui est alimentée par les divisions des cellules de la première zone pour la portion externe où se forment les feuilles, et par la deuxième zone pour la portion interne où s'établit le procambium.

— *La zone du méristème médullaire* (4) (zone of rib meristem).

Cependant, FOSTER note déjà que *la fréquence des mitoses est plus faible dans les cellules-mères centrales que dans la zone périphérique*, et qu'il n'y a pas de limites tranchées entre les diverses zones, ce qui rend difficile l'étude des filiations.

2° *Les trois zones cyto-histologiques des Angiospermes.* — Admise pour les Gymnospermes, l'interprétation de FOSTER est également

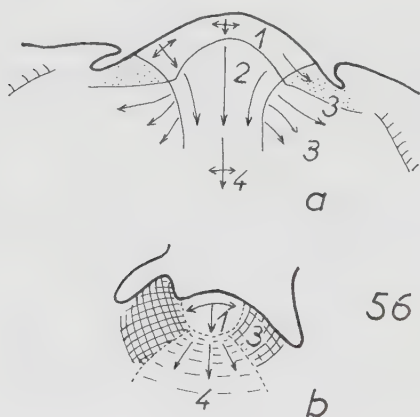


FIG. 56.

Schémas d'interprétation.

- a) Apex de *Microcyas* (selon FOSTER, 1948). 1, zone d'initiation; 2, cellules-mères centrales; 3, zone périphérique; 4, méristème médullaire.
b) Apex d'Angiosperme (selon VAUGHAN) : 1, zone centrale initiale; 3, méristème de flanc; 4, méristème médullaire.

étendue aux Angiospermes, les deux premières zones ou zones initiatrices étant souvent réduites à une seule.

MAJUMDAR (1942) dans son étude sur l'*Heracleum sphondillium*, puis PHILIPSON (1949-1954) et VAUGHAN (1952) distinguent ainsi les trois zones cyto-histologiques suivantes (fig. 56 b) :

— *La zone centrale initiale* (« central initiation zone »), formée de cellules assez grandes et à cytoplasme clair.

— *Le méristème de flanc* (flank meristem) est formé, lui, de petites cellules à cytoplasme très dense. Entamé à chaque surrection de primordium foliaire, il se régénérerait grâce aux divisions de la zone centrale.

— *Le méristème médullaire* (rib ou file meristem), à cellules largement vacuolisées, dépendrait aussi de la zone centrale.

RAUH et REZNIK (1951-1953), ainsi que SENGHAS (1956), retrouvent les quatre zones de FOSTER dans les apex jeunes de différentes Composées et d'une Crucifère (*Hesperis*), chez qui la zone d'initiation (Zentralzellen) est encore active, mais disparaît (absence de mitoses)

quand le point végétatif grossit. Pour SENGHAS, cette première zone s'incorpore alors à la deuxième zone initiatrice (Zentral-Mutterzellen) formée de cellules peu méristématiques. Les mitoses de ces deux zones, fréquentes au stade jeune, rares au stade adulte où les deux zones sont confondues, régénéreraient, comme précédemment, le méristème de flanc (Flankenmeristem) et le méristème médullaire (Markmeristem).

Ces résultats d'ordre cytologique montrent l'insuffisance de ceux de SCHMIDT. En définitive, *les notions de tunica et de corpus ne gardent plus, à l'heure actuelle, qu'une valeur topographique*, mettant en relief la direction des mitoses. Nous les emploierons dans ce sens.

Au point de vue théorique, pour VAUGHAN, la zone apicale axiale est essentielle pour la construction de la tige, le méristème de flanc n'étant qu'une zone secondaire d'initiation et de régénération foliaire à partir de la première. L'organogénèse foliaire n'est pas déterminante. Ces idées rejoignent les conceptions de FOSTER, SCHMIDT ou HANSTEIN quant à la prépondérance de l'initiation apicale axiale. *Cependant, pour bien des auteurs partisans de l'initiation apicale axiale, il n'y a pas de cellules permanentes* jouant un rôle prédéterminé. C'est la position des cellules apicales axiales et l'absorption du matériel cellulaire issu de leurs mitoses (même très rares) par les tissus méristématiques sous-jacents qui leur donneraient ce rôle (ESAU, 1953, p. 93). Un changement dans la croissance peut déterminer un changement dans la position relative des cellules apicales, de sorte qu'une initiale peut être déplacée et cesser d'en avoir la fonction (BAIN et DERMEN, 1944). Cette interprétation est infirmée par les résultats de l'école de PLANTEFOL et BUVAT que nous envisagerons maintenant.

C. — THÉORIE DE L'ANNEAU INITIAL

Elle est basée uniquement sur l'étude de l'activité cellulaire.

Ce sont des considérations phyllotaxiques qui amènent PLANTEFOL (1947) à considérer, dans le point végétatif, une zone organogène latérale où se propageraient des centres générateurs de feuilles, construisant chacun une hélice foliaire. Cette zone méristématique forme un « anneau initial » *phylogène* dont l'activité est essentielle. D'autre part, le *corpus* (fig. 106) donne la moelle et quelque peu du système conducteur (PLANTEFOL, 1948). Quant aux cellules apicales axiales, elles auraient un rôle effacé dans l'organogénèse : des expériences effectuées sur *Vicia faba* (PLANTEFOL, 1951), où le sommet de l'apex est scalpé suivant deux épaisseurs de cellules, montrent que la croissance apicale n'est pas troublée.

Les recherches cytologiques approfondies de BUVAT (1950, 1951, 1952) sur la structure et le fonctionnement de quelques apex de Dicotylédones, ainsi que l'étude de la fréquence de leurs mitoses, viennent

à l'appui de la thèse de PLANTEFOL. BUVAT retrouve les *trois zones cyto-histologiques* décrites par les auteurs précédents, mais il est amené à les interpréter d'une manière différente (fig. 57) :

— le *méristème d'attente* apical axial, formé de cellules inactives ou peu actives et parfois peu méristématiques;

— l'*anneau initial* latéral à cellules particulièrement actives et méristématiques, qui produit des feuilles et s'autorégénère;

— le *méristème médullaire* à cellules fortement vacuolisées, situé sous le méristème d'attente. Il concourt, par ses divisions, à la formation de la moelle.

Analysant plus en détail que ses prédécesseurs ou contemporains la cytologie apicale, BUVAT en déduit que *l'impulsion de prolifération provient non de la zone apicale axiale, mais de l'organogénèse foliaire*

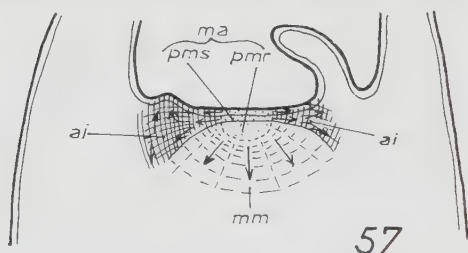


FIG. 57.

Schéma d'interprétation du point végétatif de *Myosurus minimus* (d'après BUVAT, 1952). *ai*, anneau initial; *ma*, méristème d'attente avec *pms*, proméristème sporogène, *pmr*, proméristème réceptaculaire; *mm*, méristème médullaire.

latérale où se trouvent les *foyers apparents d'induction méristématique*. Les cellules apicales axiales auraient ainsi un rôle *passif* qu'elles ne perdent que lors du passage à l'état floral et de l'activation du méristème d'attente (voir plus loin).

Cette zonation cytologique, établie en accord avec les idées de PLANTEFOL, a été étendue à de nombreuses Dicotylédones (BERSILLON, 1951-1955 b; M^{me} LANCE, 1952, 1958, etc.), mais aussi aux Monocotylédones (BUVAT, 1953 a; M^{me} CATESSON, 1954), aux Gymnospermes (CAMEFORT, 1956), et même aux Equisétales et, sous une forme différente, aux Sélaginelles (BUVAT, 1953 b, 1955 a et b). En tenant compte également des résultats cytologiques des chercheurs de langue anglaise (MAJUMDAR, PHILIPSON...) et de l'école allemande (RAUH et RESNIK, SENGHAS...), qui diffèrent surtout par leur interprétation, *cette zonation paraît assez générale*. Elle s'oppose à celle, issue de FOSTER, dont l'application à la structure apicale des plantes vasculaires a conduit à un nombre élevé de types différents (7 types pour POPHAM, 1951).

Il est à remarquer toutefois que cette structure générale des apex n'est pas toujours réalisée dès le début chez l'embryon (RONDET, 1958). Elle peut parfois ne s'établir qu'au stade jeune après la germination (FAVARD, 1955 a, 1960; ROUGIER, 1955; BONNAND, 1956). Elle est souvent déjà présente lors de la germination (BUVAT, 1952; M^{me} LANCE, 1958; M^{me} MAGIN, 1960).

II. — HISTORIQUE SE RÉFÉRANT A « DROSERA »

Nous ne connaissons sur *Drosera* qu'une étude de HOMES (1927) sur la structure de son point végétatif. Faite secondairement, elle est très sommaire.

III. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE
ET PHYLOTAXIQUE ÉVOLUTIVE
DU POINT VÉGÉTATIF

Les changements de l'organisation apicale sont en rapport étroit avec l'accroissement de l'apex et la phyllotaxie que nous étudierons d'abord.

Notre étude phyllotaxique a été réalisée d'après des coupes transversales de matériel fixé, l'étude directe des insertions foliaires et de la disposition des segments foliaires étant rendue quasi impossible par l'altération rapide des parties sectionnées.

A. — TRAVAUX ANTÉRIEURS

Chez les Angiospermes, dans le cas de feuillage alternes, CARTON (1948) a observé le passage, sur un même rameau (*Linum grandiflorum* ou *perenne*), de deux à trois hélices foliaires. Mais elle ne rapporte pas son étude à celle du point végétatif. LOISEAU (1959) étudie des dispositions irrégulières de feuillages alternes chez *Impatiens balsamina*, qu'il interprète comme étant dues à une augmentation du nombre des hélices foliaires. Chez les Gymnospermes, d'après CAMEFORT (1956), le nombre d'hélices foliaires ne varierait pas lors de l'évolution phyllotaxique de feuillages alternes à l'intérieur d'une même Série. Les règles de contiguïté ne seraient pas applicables dans ce cas. Miss ESAU (1942), étudiant l'évolution du système conducteur, observe un parallélisme entre la complication d'un système phyllotaxique dans une Série et l'augmentation du nombre d'ébauches foliaires correspondant à une accélération du rythme plastochronique.

B. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX
DE L'ÉVOLUTION APICALE DES *DROSERA*

L'évolution apicale des deux espèces est analogue, mais se diversifie davantage chez le *D. intermedia*. Les figures 58 à 62 illustrent cette évolution chez le *D. rotundifolia*, les figures 63 à 68 chez le *D. inter-*

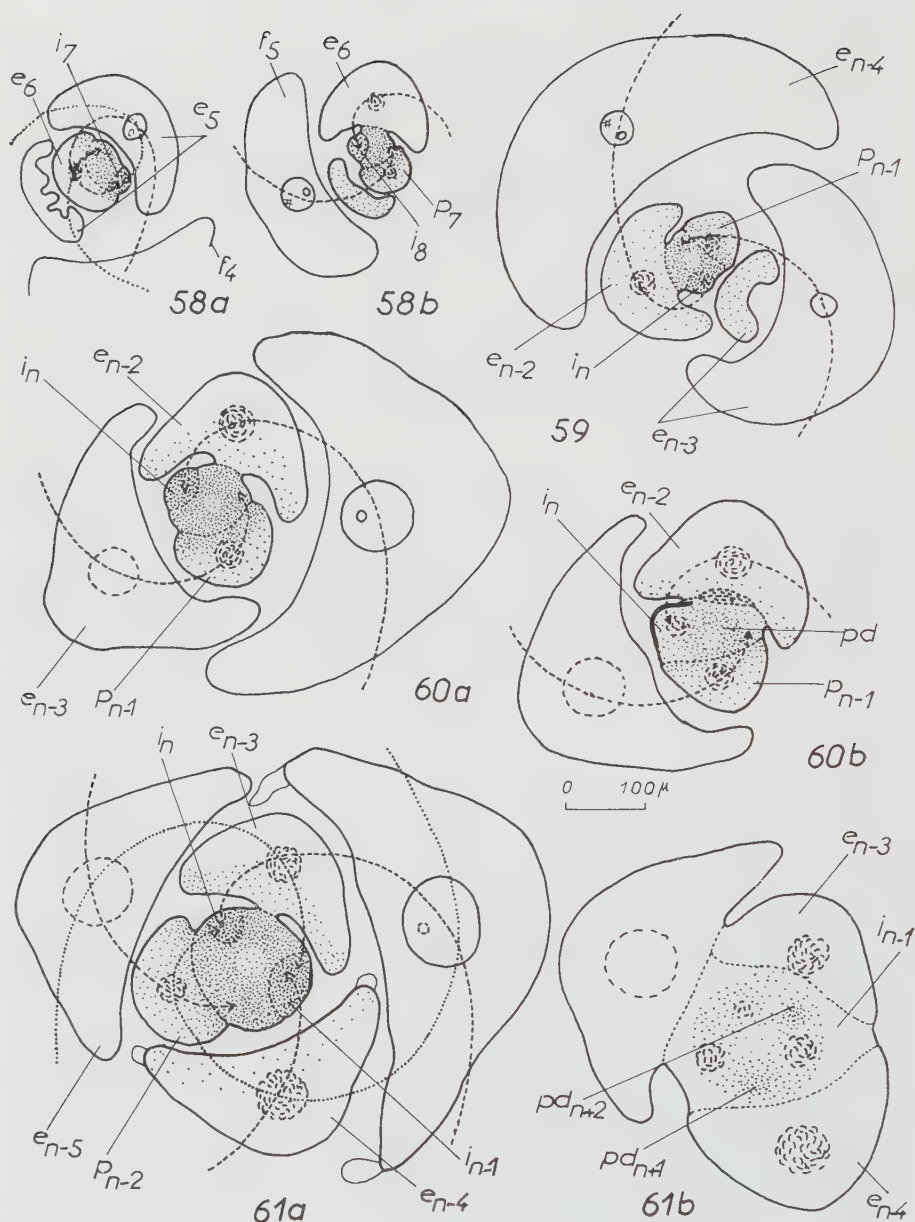


FIG. 58 à 61. — *D. rotundifolia* : coupes transversales et schémas d'interprétation

FIG. 58. — Apex juvéniles à 4 ou 5 feuilles développées. Deux hélices foliaires définies seulement par contiguïté (pas de continuité méristématique vraie). **a**) Un contact méristématique existe entre l'initium-primordium i_7 et l'ébauche e_6 , mais non avec e_5 (possibilité de l'existence d'une seule hélice foliaire). **b**) Pas de contact entre l'initium i_8 et le primordium p_7 ; contact non méristématique entre i_8 et e_6 .

FIG. 59. — Apex à la fin de la première année : début de contact méristématique entre i_n et e_{n-2} , 2 hélices foliaires probables.

media. Ainsi, au cours des années, quand les conditions de milieu sont favorables, on note simultanément :

1° *L'augmentation de taille du point végétatif*. — Chez le *D. rotundifolia*, l'apex acquiert les dimensions diamétrales suivantes :

AGE, STADE DE DÉVELOPPEMENT	AIRE MAXIMALE	AIRE MINIMALE
Stade juvénile (deux feuilles développées).	50 à 60 μ	30 à 40 μ
Stade adulte de première année (huit feuilles)	70 à 80 μ	55 à 65 μ
Stade d'allongement de deuxième année..	60 à 90 μ	40 à 50 μ
Stade de rosette de deuxième année.....	95 à 120 μ	70 à 100 μ
Stade adulte de plusieurs années.....	jusqu'à 160 μ	jusqu'à 135 μ

2° *L'accélération du rythme plastochronique*.

3° *Présence à l'apex d'un nombre croissant d'initiums, de primordiums et d'ébauches foliaires*.

4° *L'éloignement des initiums du sommet du point végétatif*.

5° *L'écartement plus grand des feuilles à l'apex*, les contacts parasitiques évoluant à l'intérieur de la Série de Fibonacci ($1+2+3$ puis $2+3+5$); le primordium entamant davantage l'apex chez le *D. rotundifolia*, cet écartement se fait moins rapidement que chez le *D. intermedia*.

6° L'angle de divergence reste à peu près constant et voisin de 138° (variations de l'ordre de 5° en plus ou en moins).

C. — ÉVOLUTION DES CONTACTS MÉRISTÉMATIQUES ET HÉLICES FOLIAIRES

1° Comme au moment de la germination, il n'est pas toujours possible de caractériser, au stade juvénile, deux hélices foliaires par les critères de contiguïté et de continuité méristématique. Chez le *D. rotundifolia*, par exemple, il peut exister une contiguïté suivie de continuité méristématique entre le soubassement de l'initium âgé ($i7$) et l'insertion de l'ébauche ($e6$) (fig. 58 a). Mais entre le soubassement ($i8$) et l'insertion du primordium ($p7$), il n'y a pas de contiguïté; tandis qu'entre ($i8$) et ($e6$), il y a contiguïté sans continuité méristématique (fig. 58 b). Dans le premier cas, il semble y avoir une hélice foliaire; dans le second, il ne peut y avoir une seule hélice, mais deux hélices seraient mal définies (manque de continuité méristématique).

2° *Au cours de la première année*, l'évolution phyllotaxique du *D. intermedia* est légèrement plus rapide que celle du *D. rotundifolia*

FIG. 60. — Apex au réveil du bourgeon d'hiver : les contacts 2 méristématiques (i_n , e_{n-2}) définissent 2 hélices foliaires : **a**) coupe au niveau de l'apex; **b**) coupe au niveau du soubassement foliaire i_n . pd . prodesmogène.

FIG. 61. — Apex plus évolué de contacts $2+3+5$. **a**) Possibilité de tracer 3 hélices foliaires grâce au contact méristématique i_n , e_{n-3} . **b**) Etablissement du contact ($n-1$) ($n-3$) et ($n-1$) ($n-4$) au niveau ($n-5$). pd_{n+1} et pd_{n+2} , cordons prodesmogéniques.

(fig. 59). Dès le stade de 5 à 6 feuilles, le contact 2 est méristématique entre le soubassement de l'initium i_n et l'insertion de la jeune ébauche e_{n-2} , et l'on peut tracer *deux hélices foliaires* répondant aux définitions de PLANTEFOL pour des contacts parastiques encore peu évolués de type 1+2+3 (fig. 63).

3° *Passage progressif de deux à trois hélices foliaires.* — Au cours de la deuxième année, après le réveil du bourgeon d'hiver, le *D. intermedia* se trouve nettement plus favorisé que le *D. rotundifolia* au point de vue lumineux, car il se développe en général sur la terre tourbeuse nue, au lieu d'être profondément enfoui dans les Sphaignes. Ses trans-

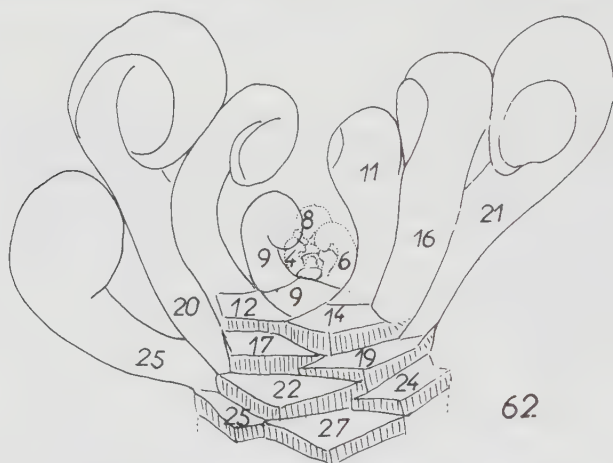


FIG. 62. — Disposition des segments foliaires d'un bourgeon d'hiver évolué (contacts 2 + 3 + 5).

formations phyllotaxiques sont plus rapides. Sur la figure 65 a, les contacts méristématiques des feuilles ont évolué, tandis que s'est effectué le passage des contacts parastiques du type 1+2+3 au type 2+3+5 (fig. 65 b). Sur la figure 64, les contacts parastiques n'ont pas encore changé de type, mais sont sur le point de le faire (juxtaposition); un contact méristématique existe tant entre le soubassement i_n et l'insertion du primordium e_{n-2} qu'entre le même soubassement et l'insertion de la jeune ébauche e_{n-3} . Dans ce cas intermédiaire, on hésite entre 2 et 3 hélices foliaires, 2 hélices semblant le plus probable (contact 2, plus méristématique). L'établissement du contact 2 se faisant de plus en plus tard, seulement entre primordium et ébauche sur la figure 65, ou sur la figure 66, et non entre initium et primordium comme sur la figure 64, il n'est plus possible de définir deux hélices foliaires. Par contre, 3 *hélices* correspondent bien à la définition de PLANTEFOL. Le passage de deux à trois hélices se ferait donc progressivement chez les *Drosera*, bien que l'apparition de la troisième hélice puisse être soudaine.

Les transformations sont plus tardives chez le *D. rotundifolia* (fig. 60, 61 et 62).

4° Des transformations anatomiques et morphologiques progressives des feuilles accompagnent, chez le *D. intermedia*, cette complication du système phyllotaxique. Les tentacules marginaux à disque diminuent progressivement en nombre jusqu'à disparaître, alors qu'ils demeurent

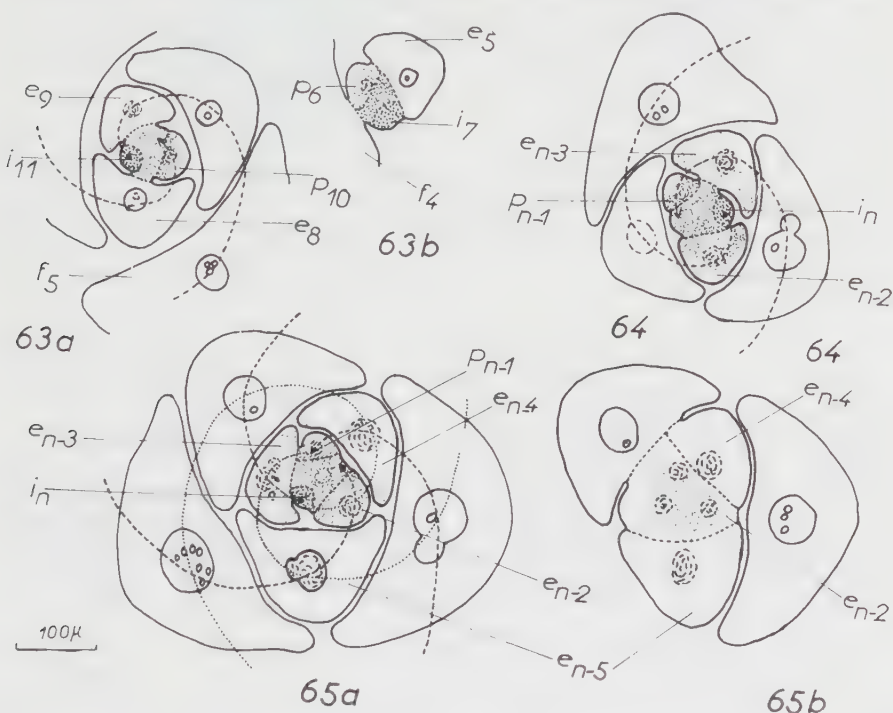


FIG. 63 à 65. — *D. intermedia* : coupes transversales et schémas d'interprétation.

FIG. 63. — Apex juvéniles. **a)** Les 2 hélices foliaires d'un apex de plantule âgée, à 6 feuilles développées. **b)** Pas encore de contact méristématique 2 dans un apex de plantule à 4 feuilles développées.

FIG. 64. — Petit apex au réveil du bourgeon d'hiver, contacts 1 + 2 + 3 évolués; encore 2 hélices foliaires malgré le début d'un contact méristématique i_n , e_{n-3} .

FIG. 65. — Apex un peu plus évolué à 3 hélices foliaires probablement (**a**), de contacts 2 + 3 + 5 (**b**). Début des modifications foliaires; trace trifasciculée de la base du pétiole en e_{n-5} .

chez le *D. rotundifolia*. Ils sont remplacés par des tentacules en forme de massue semblables aux autres.

A ces modifications extérieures complétées par l'allongement du limbe s'ajoutent des modifications plus profondes dans l'anatomie du pétiole : les deux petits faisceaux latéraux se séparent de plus en plus près de la base du pétiole à partir du faisceau médian (comparer fig. 64 et 66).

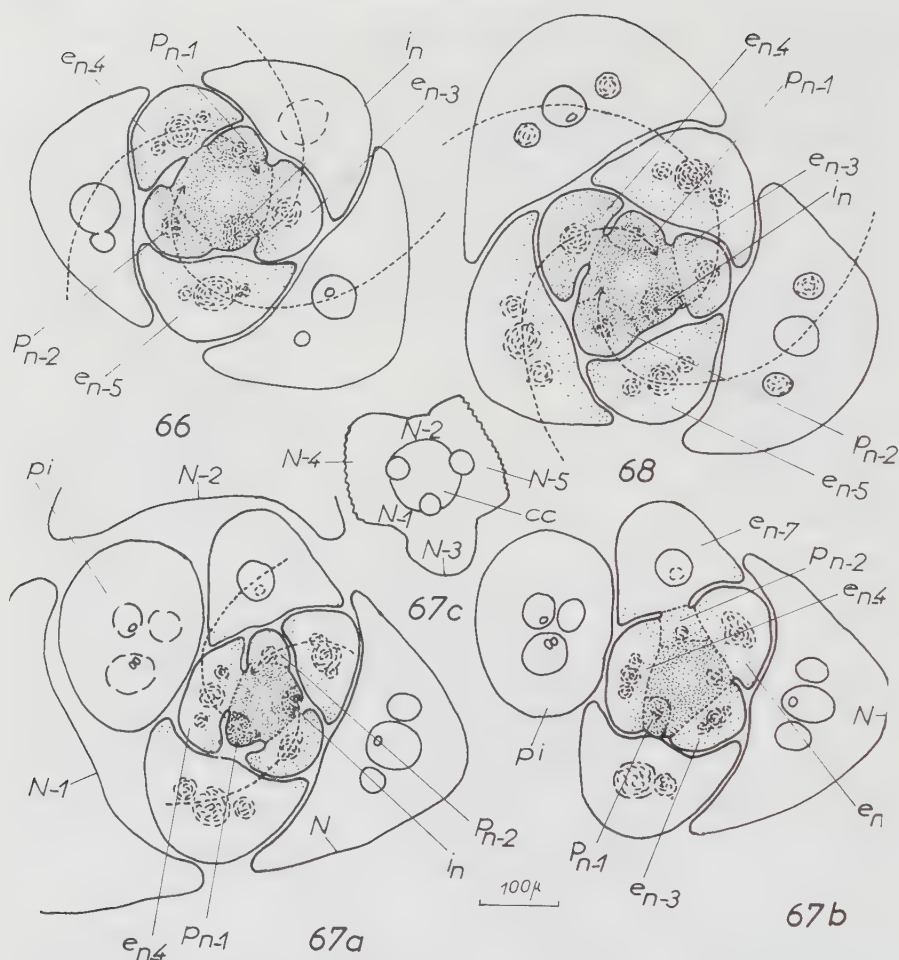


FIG. 66. — Point végétatif principal à 3 hélices foliaires (pas de contact i_n , p_{n-2} mais i_n , e_{n-3} seulement).

FIG. 67. — Apex axillaire secondaire à 3 hélices foliaires. **a)** Coupe à la base de l'inflorescence; p_i , pédoncule inflorescentiel; **b)** et **c)** Coupes à des niveaux inférieurs montrant les mêmes contacts parastiques 2 + 3 dans l'apex secondaire (**b**) et dans l'apex primaire (**c**).

FIG. 68. — Apex aux contacts parastiques 2 + 3 + 5 plus évolués; augmentation du nombre de contacts méristématiques entre jeunes unités foliaires (i_n , e_{n-5}). Probablement 3 hélices foliaires (i_n , e_{n-5}).

5° Possibilité d'une évolution régressive. — Quand les conditions de milieu extérieur sont défavorables, on assiste à des phénomènes inverses : les feuilles prennent une forme et une anatomie juvénile chez le *D. intermedia*, tandis que le système phyllotaxique régresse, passant du type 2 + 3 + 5 au type 1 + 2 + 3 du stade jeune. Chez le *D. rotundifolia*, les feuilles deviennent seulement moins embrassantes. Le nombre d'hélices diminuerait en même temps.

6° *Cas des feuilles doubles.* — Chez le *Drosera*, ces feuilles semblent correspondre au passage brusque d'un type de contact à un autre, mais notre analyse phyllotaxique est en partie gênée par la naissance de racines adventives vers le niveau d'insertion de la feuille double. Cette dernière pourrait s'expliquer par le dédoublement d'un centre générateur de feuilles.

7° *Evolution des points végétatifs secondaires.* — Chez le *Drosera*, ils réalisent d'emblée une phyllotaxie aussi évoluée que celle des points végétatifs principaux dont ils sont issus, à deux ou trois hélices foliaires (fig. 67 a et b). Tandis qu'ils s'accroissent rapidement, leur phyllotaxie évolue dans le même sens que précédemment. L'évolution phyllotaxique se situe donc au niveau des points végétatifs eux-mêmes, qu'ils soient primaires ou secondaires. Sur la figure 68, l'évolution des contacts méristématiques entre jeunes unités foliaires fait hésiter entre 3 hélices sénestres et 5 hélices dextres. 3 hélices semblent plus probables.

D. — CONCLUSION

Avec l'accroissement de l'apex de *Drosera*, l'évolution des contacts parastiques entre jeunes unités foliaires permet d'envisager un nombre croissant d'hélices foliaires répondant à la définition de PLANTEFOL (règles de contiguïté et de continuité méristématique). Toutefois, seule l'expérimentation pourrait trancher cette question d'une manière plus catégorique.

IV. — ÉTUDE CYTO-HISTOLOGIQUE DU POINT VÉGÉTATIF DU « *D. ROTUNDIFOLIA* »

A. — LA PLANTULE DE PREMIÈRE ANNÉE

L'organisation apicale évolue lentement chez le *D. rotundifolia* au cours d'un stade juvénile prolongé : le stade adulte n'est atteint qu'à la fin de la première année, quand 7 à 8 feuilles sont déjà développées.

1° *Stade juvénile.* — a. — INDIVIDUALISATION DE LA *tunica* ET DU *corpus*. — Dans un apex à 4 feuilles développées, l'observation de la direction des mitoses permet de distinguer deux assises tunicales (*t*), ne comportant plus de divisions périclinales des cellules axiales (fig. 69 a). Les divisions périclinales ont lieu dans le *petit corpus* sous-jacent (*c*).

b. — MAINTIEN D'UN SYSTÈME CONDUCTEUR AXIAL. — Entre deux initiations successives de feuilles, le *corpus* produit régulièrement du *prodesmogène axial* (*pd*) où se forme le procambium (*pr*) de chaque

initium nouveau, à la suite du procambium (*pr*) d'une unité foliaire plus âgée (fig. 69 a). Ce procambium, reconnaissable à ses divisions longitudinales répétées, entame également le *corpus*.

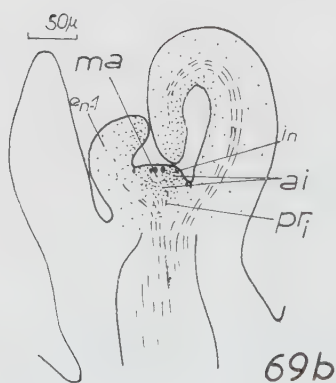
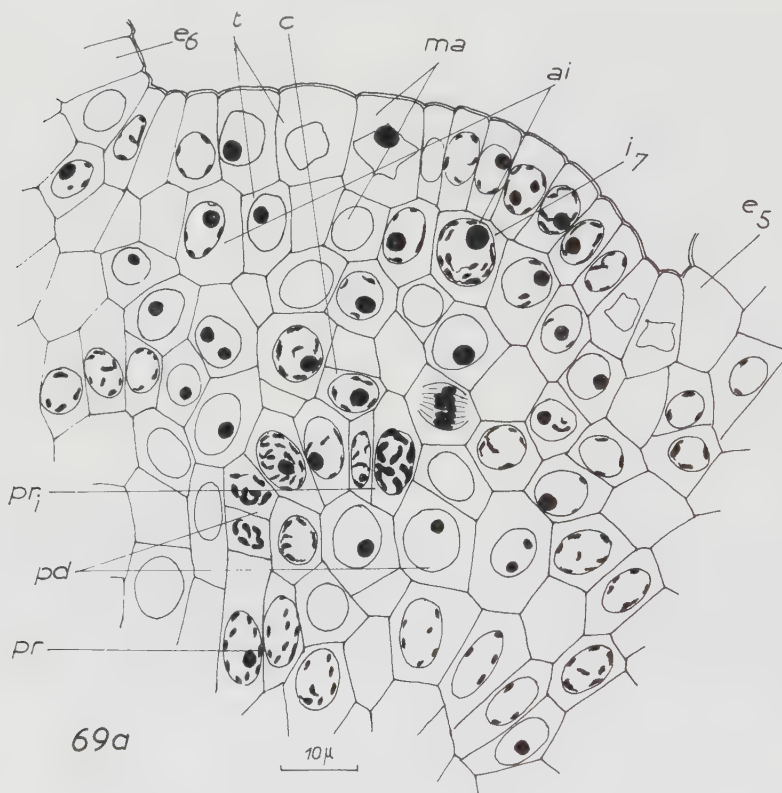


FIG. 69.

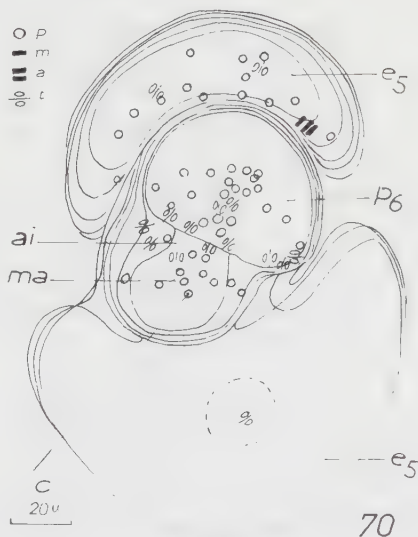
Apex juvénile du *D. rotundifolia*. Plantule de 4 feuilles (Serres). Coupe longitudinale axiale. Début d'un méristème apical axial moins actif *ma*. Activité de la région axiale du *corpus* *c* formant le prodesmogène *pd* et le procambium *pr_i* de l'initium *i7*. D'où un anneau initial latéral *ai* dont les bords se rejoignent à la base en *c*. *pr*, procambium des ébauches *e6* et *e5*.

c. — PRÉMICES DE L'ANNEAU INITIAL. — Dans un apex de plantule à deux feuilles, les mitoses sont encore réparties d'une manière assez homogène, comme à la germination.

La répartition des mitoses d'apex à quatre feuilles est moins homogène. Les mitoses sont plus nombreuses au niveau de l'initium foliaire (fig. 69 a, *i7*), à l'aisselle du primordium-ébauche (fig. 70, *p6*) ou dans la partie axiale basale du *corpus* (fig. 69 a, *c*). Sur la figure 70, les mitoses axiales (*c*) ne sont pas celles des cellules sommitales de la *tunica*, mais du *corpus*. Le peu d'activité des cellules tunicales axiales est confirmé par la présence de tannins plus abondants dans les cellules épidermiques, tannins qui provoquent, lors de la fixation, une déformation des noyaux que l'on voit sur nos figures. Ainsi s'esquisse une

FIG. 70.

Apex du *D. rotundifolia* au même stade de développement. Relevé des mitoses dans sept coupes transversales. Activité latérale *ai* répartie sur une seule unité foliaire, le primordium *p6*. Mitoses axiales appartenant seulement au *corpus* *c*. D'où méristème moins actif *ma*, uniquement d'origine tunicale. *p*, prophase; *m*, métaphase; *a*, anaphase; *t*, télophase.



zone apicale axiale moins active, limitée encore aux deux assises superficielles. L'activité histogène de la partie axiale du *corpus* dans la formation du procambium et du prodesmogène empêche la formation d'un anneau initial typique (fig. 69 b).

2° *Début du stade adulte.* — a. — APPARITION DU MÉRISTÈME MÉDULLAIRE. — Au stade de huit feuilles développées, l'accroissement graduel de l'apex a provoqué l'écartement des feuilles et des faisceaux conducteurs et leur éloignement de l'axe, en même temps que celui du prodesmogène qui leur donne naissance. Un méristème médullaire axial (fig. 71 a et b, *mm*) apparaît ainsi à la base du *corpus*, aux divisions moins nombreuses que celles du *prodesmogène latéral*, et moins méristématique. Il ne comprend encore, en coupe longitudinale, que deux à trois épaisseurs de cellules. Dans les plantes en rosette, ces cellules se différencient assez rapidement en s'allongeant, et ne comportent pas de divisions transversales répétées qui caractérisent le méristème médullaire de nombreuses plantes.

b. — INDIVIDUALISATION D'UN ANNEAU INITIAL TYPIQUE. — Avec la naissance du méristème médullaire, le contraste entre les deux zones apicales précédentes s'accroît. Un petit méristème apical moins actif est mieux mis en évidence par la déformation des noyaux de l'épiderme

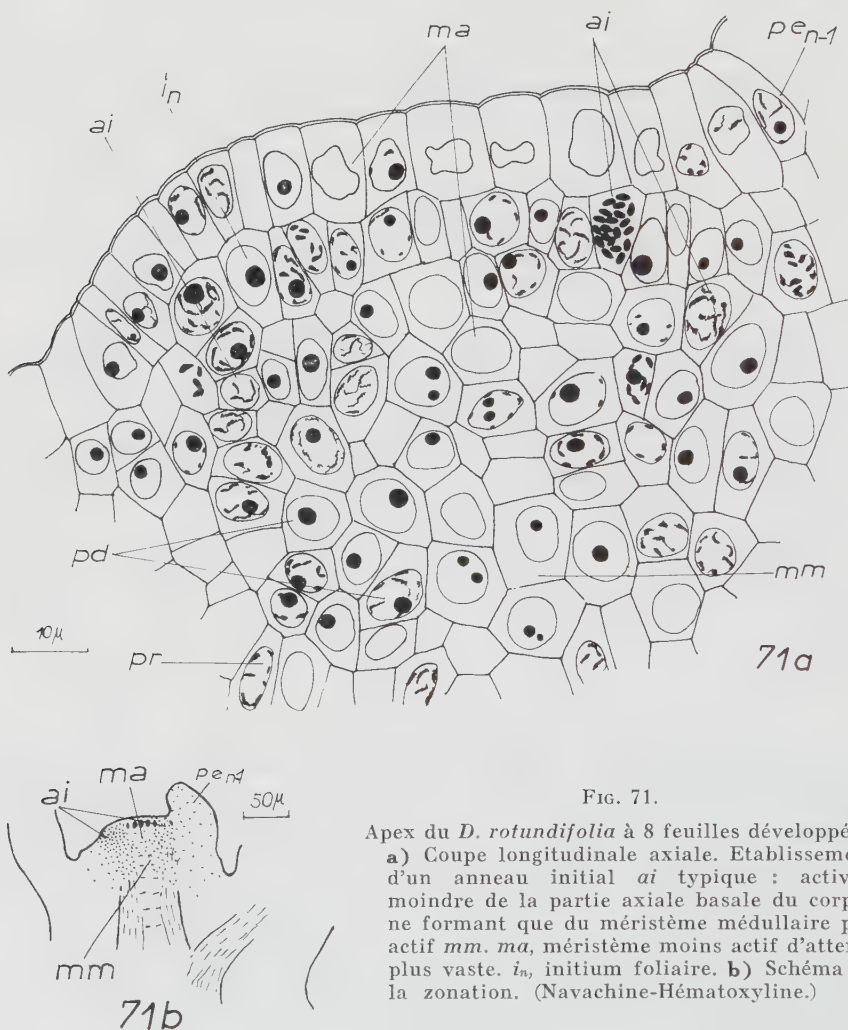


FIG. 71.

Apex du *D. rotundifolia* à 8 feuilles développées. a) Coupe longitudinale axiale. Etablissement d'un anneau initial *ai* typique : activité moindre de la partie axiale basale du corpus ne formant que du méristème médullaire peu actif *mm*. *ma*, méristème moins actif d'attente plus vaste. *in*, initium foliaire. b) Schéma de la zonation. (Navachine-Hématoxyline.)

(fig. 71 a, *ma*) et ses mitoses moins nombreuses (fig. 72). Il s'étend cette fois jusqu'au *corpus* et se prolonge par le méristème médullaire peu actif de cette plante. La région latérale qui présente davantage de mitoses (fig. 71 a et 72, *ai*) forme l'*anneau initial* défini par PLANTEFOL.

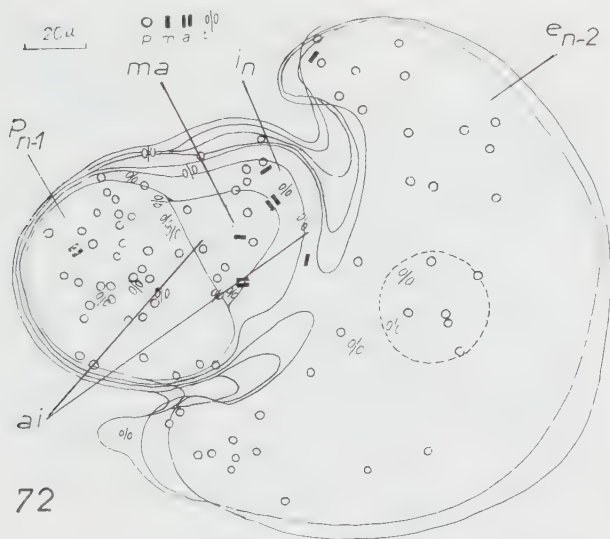


FIG. 72. — Apex au même stade. Relevé des mitoses dans 7 coupes transversales. Activité latérale *ai* prépondérante, répartie surtout sur deux unités foliaires *i_n* et *p_{n-1}*. Méristème d'attente *ma* avec peu de mitoses. *p*, *m*, *a*, *t*, prophase, métaphase, anaphase et télophase.

B. — LA PLANTE DE DEUXIÈME ANNÉE

L'évolution apicale est moins rapide et peut même régresser, quand le bourgeon d'hiver à son réveil est enfoncé profondément dans les Sphaignes. La plante manque de lumière et ne bénéficie pas non plus de l'apport de nourriture fourni par la capture des insectes. Elle s'allonge alors en formant peu de feuilles. Au contraire, dans les plantes en rosette bien exposées au soleil et bien nourries, l'évolution est plus rapide.

1° Allongement dans les Sphaignes. — Correspondant à un rétrécissement apical, les plantes peu évoluées n'ont pas de méristème médullaire, comme au stade juvénile. L'étude de la répartition des mitoses sur les coupes longitudinales axiales ou proches de l'axe (fig. 73 a, b et c) montre une *grande activité de la région axiale non sommitale de l'apex* (corpus et prodesmogène). Cette activité est due surtout, comme au stade juvénile, à la *croissance en hauteur* de l'apex et de la région subapicale, et à la *formation axiale du procambium*.

Dans les plantes en rosette encore jeune (fig. 69 a), cette activité est un peu moindre : cela tient certainement à leur croissance en hauteur réduite, mais aussi, comme c'est le cas ici, à leur croissance en serres (conditions moins favorables) et à une différence de phase plastochronique (fin de régénération). D'ailleurs, en serres, l'allongement des plantes n'est guère dû à une activité prolifératrice supplémentaire des

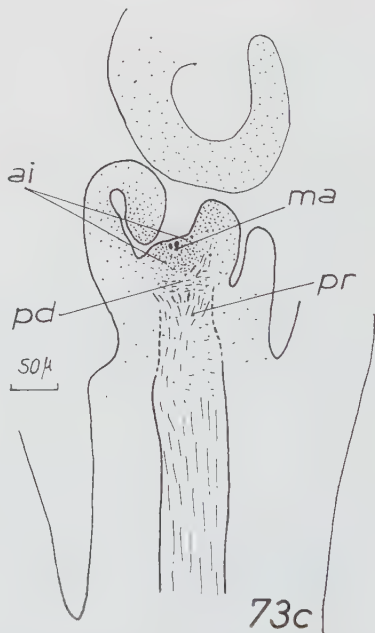
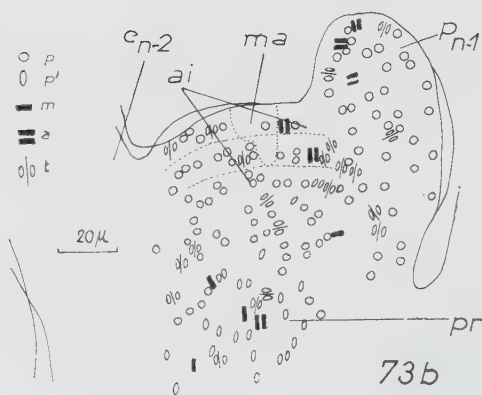


FIG. 73. — Point végétatif d'une plante de deuxième année du *D. rotundifolia* s'allongeant dans les Sphaignes (Nature). **a)** Coupe longitudinale axiale. **b)** Relevé des mitoses dans trois coupes longitudinales axiales. **c)** Schéma de la zonation. Apex peu évolué en phase de régénération : méristème d'attente *ma* très réduit. Grande activité péricle du corpus *c* et du prodesmogène axial *pd* (croissance en hauteur). *p*, *p'*, *m*, *a*, *t*, prophase, prophase de cellules procambiales, métaphase, anaphase et télophase. (Navachine-Hématoxyline.)

cellules, mais surtout à leur allongement dans les entre-nœuds (même nombre de cellules). Ce nombre de cellules des entre-nœuds augmente dans les conditions plus favorables.

Chez les plantes peu évoluées précédentes poussant dans la nature

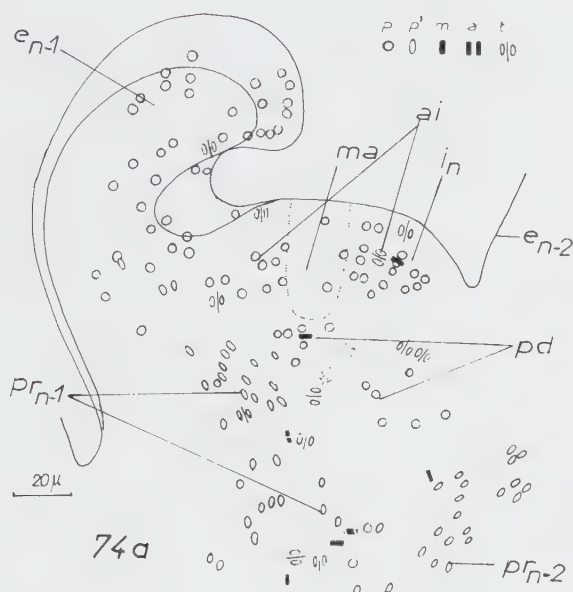
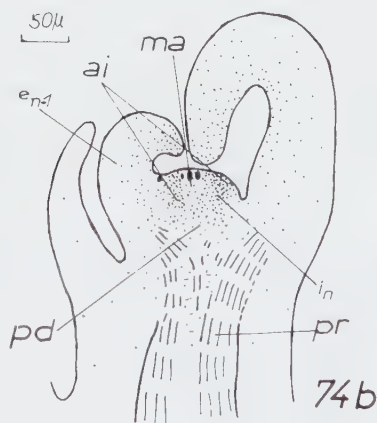


FIG. 74.

Idem. Apex un peu plus évolué au passage à l'état de semi-rosette.

a) Relevé des mitoses dans quatre coupes longitudinales axiales superposées. Allongement des traces procambiales *pr* des feuilles (*i_n*, initium; *e_{n-1}* et *e_{n-2}*, ébauches). Méristème d'attente *ma* étroit et allongé; anneau initial *ai*, épais (activité d'élargissement). **b)** Schéma de la zonation.

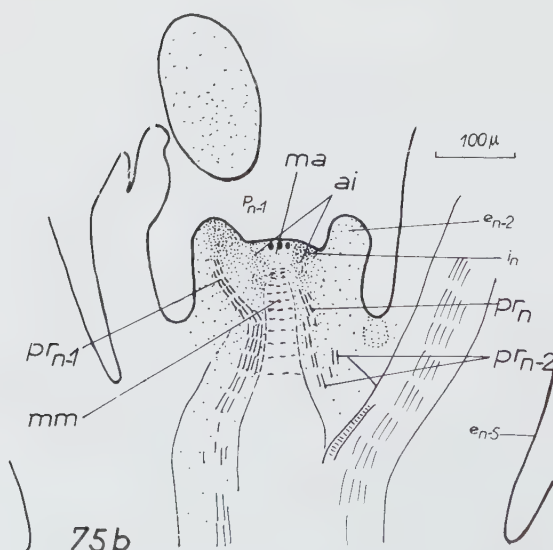


(fig. 73), non seulement l'activité basale, mais également l'activité latérale de l'anneau initial (*ai*) sont très importantes et restreignent le méristème moins actif (*ma*), l'apex restant petit.

Lors du passage du stade allongement à celui de semi-rosette, l'apex s'élargit (fig. 74 a et b). La zone apicale axiale (*ma*) reste toutefois assez étroite, l'activité prolifératrice d'élargissement s'ajoutant à l'activité d'initiation et de régénération de l'anneau initial (feuilles plus



75a



75b

FIG. 75.

Point végétatif d'une plante en semi-rosette du *D. rotundifolia* (deuxième année) à la phase II d'un plastochrone (régénération active). i_n , début d'initiation foliaire; p_{n-1} , primordium foliaire. Méristème d'attente ma s'étendant plutôt du côté de i_n . Anneau initial ai se prolongeant par l'activité du prodesmogène pd . Méristème médullaire mm prenant naissance à la base du corpus. dp , division péricle du corps lors de l'initiation i_n (division péricle de l'assise sous-épidermique). **a)** Coupe longitudinale axiale.

b) Schéma montrant la progression du procambium pr_n de i_n à partir de la trace procambiale pr_{n-2} de l'ébauche e_{n-2} . (Navachine-Hématoxyline.)

grosses). Mais cette zone moins active devient plus allongée par suite de l'écartement des faisceaux conducteurs.

Les points végétatifs des plantes évoluées s'allongeant dans les Sphaignes ont en général une structure et un fonctionnement voisins de ceux des plantes en rosette. Ils ne s'accroissent pas en largeur et leur croissance en hauteur est marquée par l'activité d'un méristème médullaire étroit qui s'individualise à partir de la base du corpus.

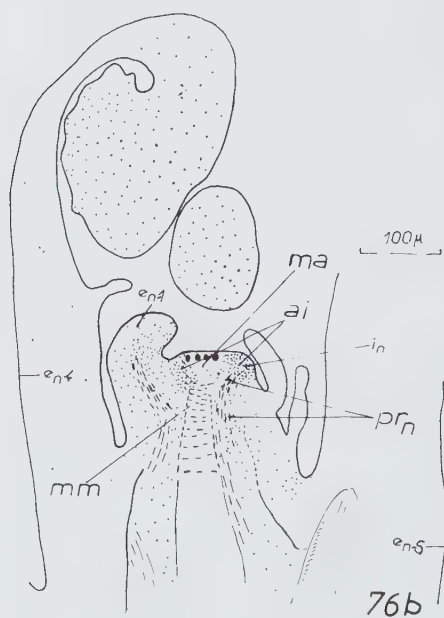
2° Croissance en rosette ou semi-rosette. — a. — CROISSANCE EN HAUTEUR. — En atteignant le niveau supérieur des Sphaignes, le point végétatif commence à former une rosette de feuilles. Il grossit alors rapidement. *La croissance en hauteur de la plante s'atténue mais demeure toujours suffisamment marquée*, tandis qu'elle peut devenir extrêmement réduite chez le *D. intermedia*.

Des coupes longitudinales axiales passant par un primordium foliaire (p_{n-1}) et un initium naissant (i_n) (fig. 75 a et b), ou par une ébauche (e_{n-1}) et un initium assez évolué (fig. 76 a et b), montrent que le point végétatif suit la croissance du soubassement foliaire dont il ne se dégage que quand le primordium devient ébauche. La croissance en hauteur, subterminale, affecte cette fois le méristème médullaire (*mm*) qui prend naissance à la base du *corpus* (mitoses axiales basales, mais peu nombreuses).

b. — INITIUM, PRIMORDIUM ET ÉBAUCHE FOLIAIRES (1). — Comme chez beaucoup d'Angiospermes, l'initium foliaire (fig. 75, *in*) est reconnaissable aux *divisions périclinales répétées de la deuxième assise tunicale (ase)*, auxquelles correspondent les divisions anticlines de l'assise épidermique (*ae*). Elles s'accompagnent de *dédifférenciation cellulaire* : grossissement des nucléoles, cytoplasme plus dense et plus chromophile. Nous l'étudierons en ce qui concerne l'évolution du chondriome et des vacuoles chez le *D. intermedia* qui se fixe mieux. Des divisions périclinales (*dp*) ont lieu également dans le *corpus* sous-jacent. La participation de ce dernier dans l'édification du soubassement foliaire est certaine, mais non à celle de l'émergence foliaire proprement dite, où les divisions des cellules issues des cellules tunicales sont assez nombreuses pour pourvoir aux futurs tissus foliaires. Les nucléoles sont encore plus gros dans le primordium naissant que dans l'initium foliaire. Ils atteignent 3 à 3,5 μ de diamètre. Le cytoplasme est plus dense et plus chromophile dans la région apicale ventrale. Cependant, il faut noter chez le *Drosera* un début de différenciation ventrale basale très précoce du primordium, avant la fin de la régénération du point végétatif à son aisselle (pl. XII, fig. 1) avec une formation de plastes chlorophylliens amyliifères et une vacuolisation plus poussée.

L'épiderme supérieur de la feuille n'a pas une origine endogène chez le *D. rotundifolia* ni chez le *D. intermedia*, dans l'apex duquel HOMES (1927) a cru voir se former une fente à l'aisselle du primordium.

(1) Voir leurs définitions page 322, note 1.



L'erreur de HOMES provient sans doute de ce que l'espace entre la jeune feuille et l'apex qui se régénère au-dessus de l'aisselle foliaire est très étroit (voir plus loin, fig. 93). En réalité, la continuité des deux assises

tunicales est indéniable, comme le montre l'étude de la croissance de l'apex et du primordium chez les deux espèces. L'assise épidermique provient, comme dans les feuilles en général, de l'assise épidermique du point végétatif (fig. 75 et 76).

Le primordium se développe en une ébauche foliaire recourbée, protégeant la partie ventrale du limbe, conformément aux études de HOMES (1928) sur le *D. intermedia* (fig. 76 b). L'ontogénèse des tenta-

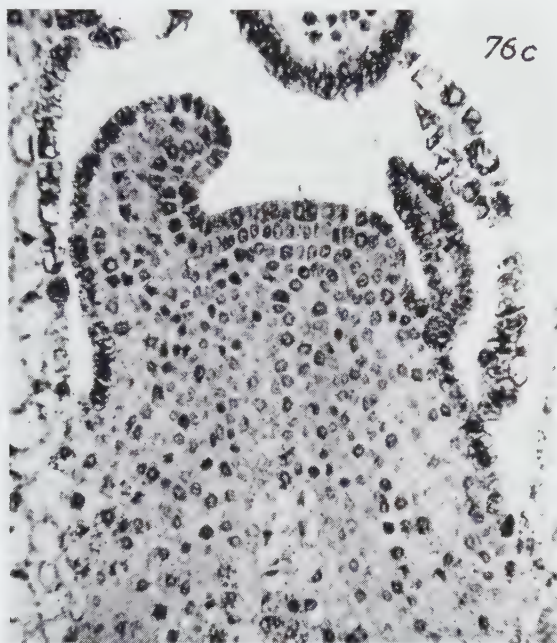


FIG. 76. — *Idem* à la phase III d'un plastochrone (fin de régénération). *in*, initium foliaire; *en-i*, jeune ébauche foliaire. Méristème d'attente *ma* s'étendant maintenant du côté de la jeune ébauche où le point végétatif finit de se régénérer (*ai*). **a**) Coupe longitudinale axiale. **b**) Schéma montrant la progression plus avancée de la trace procambiale déjà fournie *pr_n* de *in* atteignant le corpus *c* de la figure 76 *a*. **c**) Microphotographie correspondante. (Navachine-Hématoxyline.)

cules se fait à partir de ces tissus ventraux du limbe qui maintiennent leurs caractères méristématiques plus longtemps que ceux du pétiole de l'ébauche, par des divisions périclinales de cellules sous-épidermiques. Elle a déjà été décrite par HOMES (1928) pour le *D. intermedia* et par FENNER (1904) pour le *D. rotundifolia*. Ce dernier a étudié également l'ontogénèse des papilles, petits poils sessiles d'origine uniquement épidermique.

c. — MISE EN ÉVIDENCE DE L'ANNEAU INITIAL ET ZONATION APICALE. — Au début de la formation de la rosette de feuilles, la croissance en largeur de l'apex du *D. rotundifolia* ne masque pas la présence de l'anneau initial dont nous avons suivi l'individualisation. *L'existence*

de cet anneau est révélée par une activité plus grande des cellules latérales, activité dont rend compte la fréquence plus grande de leurs mitoses et leurs caractères plus méristématiques, comme le montrent les études suivantes.

L'étude de la répartition des mitoses apicales a été faite sur de nombreux apex, pour lesquels nous avons superposé huit coupes successives transversales (fig. 79, 80 et 81) ou quatre coupes longitudinales les plus proches de l'axe (fig. 82 et 83 correspondant aux apex des figures 75 et 76). Les fixations ont été faites à l'heure où les mitoses sont les plus fréquentes, aux environs de 9 heures. Mais les résultats sont les mêmes pour d'autres heures de la journée ou de la nuit, comme l'a déjà observé M^{me} LANCE chez le *Vicia faba*. L'activité mitotique est nettement plus accentuée sur les flancs de l'apex (*ai*) que dans sa partie axiale (*ma*). Les coupes longitudinales rendent compte également de l'activité du *prodesmogène* (*pd*) ou du *procambium* latéral (*pr*) qui prolonge vers le bas celle de l'anneau initial (*ai*), tandis que sous le *méristème d'attente* (*ma*) on décèle l'activité réduite du *méristème médullaire* (*mm*). Le peu d'importance de cette dernière, due à une croissance en hauteur réduite, fait ressortir davantage l'activité latérale purement foliaire de l'anneau initial. Nous retrouvons ainsi chez le *Drosera* la zonation établie par BUVAT.

L'étude cytologique confirme l'existence d'une telle zonation. Elle concerne surtout des fixations de Regaud faites sur des plantes poussant dans la nature, encore peu exposées au soleil, les moins riches en tannins.

L'anneau initial (pl. XII, fig. 1, *ai*) comporte généralement un cytoplasme dense, avec de nombreux chondriosomes fins en forme de chondriocontes, de bâtonnets et de mitochondries granuleuses. Quelques chondriocontes sont légèrement renflés en plastes pleins (*pchl*) qui se transforment en chloroplastes (*chl*) au cours de la différenciation des tissus. Les noyaux ovalaires ont d'assez gros nucléoles (2 à 3 μ de diamètre). Les vacuoles sont rondes ou allongées, plus ou moins anastomosées en fin réseau. Dans l'assise épidermique, elles contiennent des tannins dont les précipités à la fixation épousent leurs formes (*rvt*).

Le *méristème d'attente* (pl. XII, fig. 1, *ma*) se distingue mais peu de l'anneau initial. Ses cellules qui se divisent moins sont plus grosses et les nucléoles en général plus petits (1,5 à 2 μ). Le chondriome est plus souvent renflé en plastes dont certains sont creux et renferment de l'amidon (*la*). Les vacuoles forment un réseau un peu plus grossier, en particulier dans l'assise épidermique.

Le *méristème médullaire* (pl. XII, fig. 2, *mm*) se différencie progressivement à partir du *corpus* basal (pl. XII, fig. 1, *c*). Les vacuoles de ses cellules se renflent de plus en plus pour occuper une bonne partie de la cellule où le noyau vient se coller plus ou moins contre une paroi. Les chondriocontes se transforment en plastes chlorophylliens (*chl*) de plus en plus gros tandis que les cellules s'allongent.

Sur les fixations de plantes poussant en serres, ou même dans le jardin (mai, juillet), le chondriome ne comprend que des formes granuleuses peu chromophiles, certaines disposées en chainettes (pl. XIV, fig. 2, *cha*). Elles sont renflées en petits plastes amylières dans les cellules apicales axiales (*ma*). Dans ces dernières, les tannins forment des précipités plus gros, granuleux ou ovales dans les vacuoles de l'assise épidermique. Les vacuoles sont d'ailleurs un peu plus développées que dans les fixations précédentes. Ces fixations peuvent ne

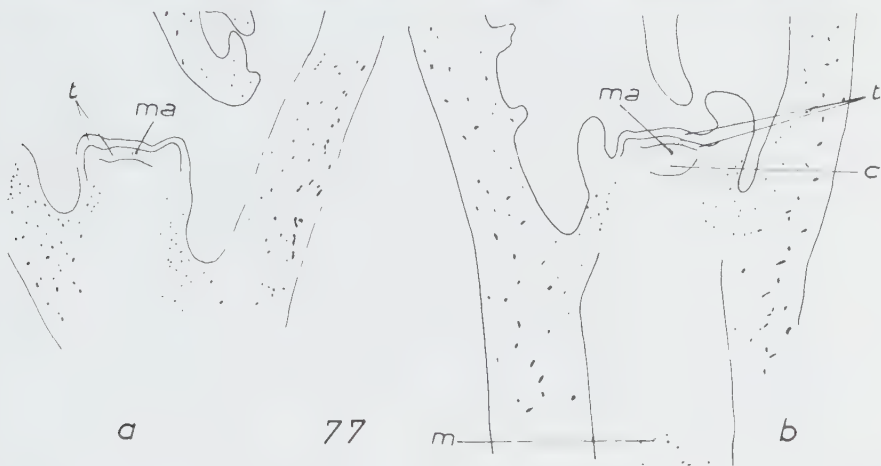


Fig. 77. — Répartition de l'amidon (points noirs) dans un apex juvénile (a) et adulte (b) du *D. rotundifolia*. L'extension de l'amidon apical de la tunica *t* au corpus *c* marque celle du méristème d'attente *ma*. (Regaud-Mac Manus.)

pas être fidèles (léger gonflement et fragmentation du chondriome — retrait du contenu cellulaire).

La répartition de l'amidon dans l'apex met également en relief cette zonation basée sur l'étude de l'activité cellulaire, les cellules les plus actives en étant dépourvues. On ne trouve d'amidon que dans les plastes du méristème d'attente moins actif. Dans les petits apex, on n'en voit coloré par l'iode ou par la méthode de Mac Manus que dans une ou deux cellules axiales de la deuxième assise tunicale (fig. 77 a). Dans les apex plus gros, ces grains d'amidon minuscules ont une plus large répartition : ils sont aussi présents dans le *corpus* (fig. 77 b). Nous n'en avons repéré que rarement dans l'assise épidermique où ils sont peut-être cachés par les précipités de tannins. L'anneau initial ne comporte pas d'amidon. Ce dernier n'apparaît que dans le parenchyme cortical. Le méristème médullaire n'élabore en général pas d'amidon chez les *Drosera*. On n'en trouve que dans la moelle.

La méthode de Brachet n'est pas applicable pour l'étude de la répartition des ARN dans les apex adultes de *Drosera rotundifolia*, à cause de la diffusion des tannins jusque dans les noyaux. Cependant, si l'on compare les préparations où la ribonucléase a agi et celles où

elle n'a pas agi, la coloration rouge à la Pyronine due à la présence d'une plus grande quantité d'ARN, en plus de celle des tannins diffusés, est plus intense dans l'anneau initial (fig. 78).

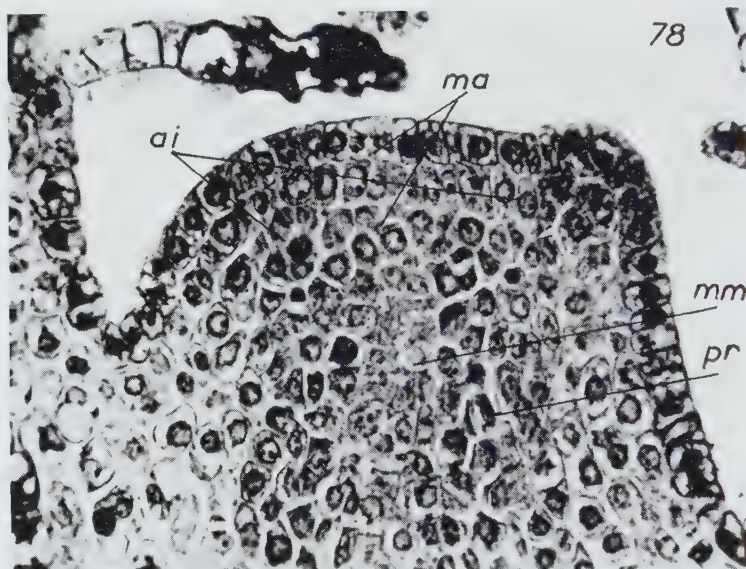


FIG. 78. — Répartition des ARN dans un point végétatif adulte du *D. rotundifolia*. Leur coloration à la Pyronine se surajoute à celle due à la diffusion assez homogène des tannins dans les cellules méristématiques, laissant visible la zonation apicale. Microphotographie $\times 200$. (Méthode de BRACHET.)

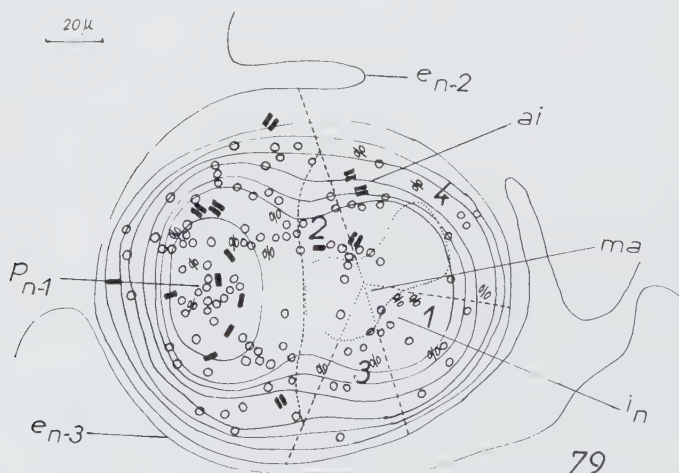


FIG. 79, 80, 81. — Point végétatif adulte du *D. rotundifolia* (semi-rosette de deuxième année) aux trois phases d'un plastochrone. Trois relevés de mitoses (*p*, prophase; *m*, métaphase; *a*, anaphase; *t*, télophase) dans 8 coupes transversales superposées.

FIG. 79. — Phase I.

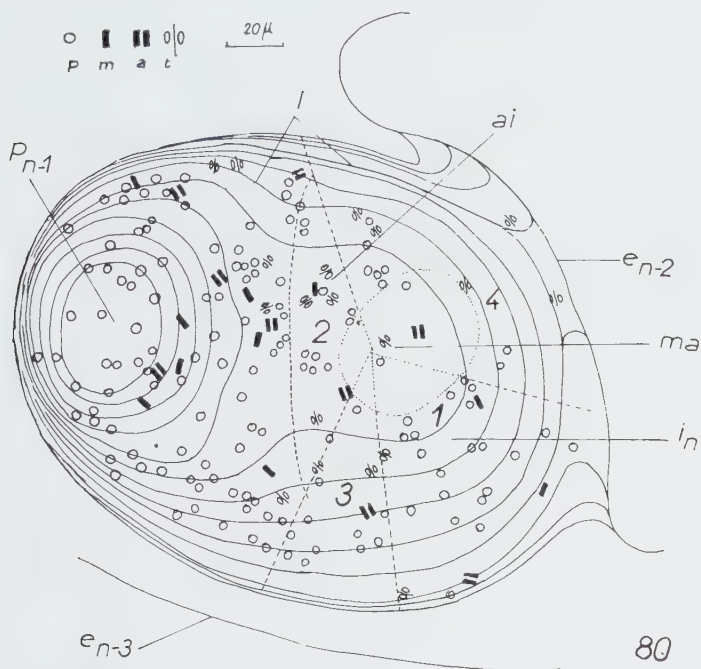


FIG. 80. - Phase II.

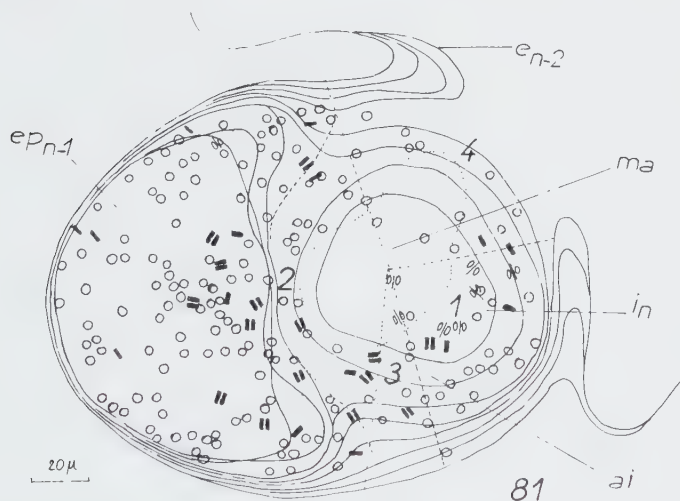


FIG. 81. — Phase III. Maximum de mitoses proches de l'axe aux phases I et II. Pas encore de mitoses à l'aisselle du primordium naissant p_{n-1} à la phase I, sauf sur les côtés (retard à la régénération). Mitoses de régénération plus nombreuses à l'aisselle du jeune primordium p_{n-1} que vers l'axe à la phase II. Recul de ces mitoses vers l'aisselle de l'ébauche e_{n-1} à la phase III. *ai*, anneau initial; *ma*, méristème d'attente. *i_n*, *p_{n-1}*, *e_{n-2}*, initium, primordium et ébauche foliaires successifs. 1, 2, 3 et 4, secteurs apicaux.

d. — LES TROIS PHASES PLASTOCHRONIQUES DU FONCTIONNEMENT APICAL. — Pour interpréter la répartition de l'activité apicale et le rôle de chacun des territoires précédents, nous avons suivi leur évolution sur des coupes transversales d'apex *aux différentes phases des plastochrones*. La superposition de plusieurs apex aux mêmes phases a été impossible à cause des variations de l'angle de divergence. Ainsi, entre la formation de deux émergences successives ($n-1$) et (n), définissant un plastochrone, le point végétatif initie une feuille nouvelle (i_n), mais se régénère en même temps à l'aisselle de la précédente ($n-1$) selon les modalités suivantes :

1° Lors de la *phase I*, le début de la surrection du primordium p_{n-1} est suivi de celle *d'une partie de ses cornes foliaires* (fig. 79), le primordium entamant plus du tiers de l'apex. A son aisselle, la régénération du point végétatif n'a pas encore commencé, sauf vers les cornes foliaires. *La croissance horizontale du futur soubassement foliaire* (n) s'accompagne de mitoses proches de l'axe.

2° La *phase II* commence avec la régénération du point végétatif à l'aisselle du primordium p_{n-1} (fig. 80) où les mitoses sont plus nombreuses que du côté de la zone apicale axiale. La surrection des cornes foliaires s'accompagne de mitoses de régénération latérale. En face, *les mitoses d'initiation* de la nouvelle feuille (i_n) sont suivies de peu de mitoses du côté de l'axe. Par contre, *les mitoses d'entretien et d'élargissement* au-dessus des ébauches e_{n-3} et surtout e_{n-2} sont importantes et moins proches de l'axe, de même qu'à la phase suivante.

3° A la *phase III* (fig. 81), les mitoses de régénération *s'éloignent* de l'axe et atteignent davantage les cornes foliaires. Les mitoses d'initiation de la feuille (i_n) se continuent jusqu'au début du plastochrone suivant et s'accompagnent de mitoses plus ou moins proches de l'axe.

Nous avons complété l'étude précédente par celle des coupes longitudinales de nombreux apex, pris à différentes phases plastochroniques et à des heures différentes. Nous avons fait, pour chaque apex, le relevé des mitoses dans *quatre coupes longitudinales superposées*, les plus proches de l'axe (fig. 82 et 83). Les mitoses d'*initiation foliaire* sont ainsi mieux mises en évidence. Cette étude confirme tous les résultats précédents. D'autre part, elle précise *l'activité de croissance en hauteur peu accentuée du méristème médullaire*, dont les mitoses deviennent plus proches (phase II) ou plus éloignées (phase III) de la zone apicale axiale en même temps que les mitoses de régénération.

e. — INTERPRÉTATION DU FONCTIONNEMENT DE L'ANNEAU INITIAL ET DU MÉRISTÈME D'ATTENTE. — La répartition des mitoses apicales au cours d'un plastochrone ne se fait donc pas d'une manière homogène. *L'anneau initial est parcouru par des vagues de mitoses qui se rapprochent et s'éloignent de l'axe, et accompagnent deux activités latérales simultanées* : d'édification d'une feuille et la régénération d'une autre. Il s'y combine les mitoses moins fréquentes de croissance en hauteur et aussi en largeur de l'apex. A la différence du *Luzula*

(M^{re} CATESSON, 1954), ces vagues ont des minima plus marqués, avec quelques mitoses apicales proches de l'axe : 1° au cours de l'initiation foliaire (phase II); 2° au début de la surrection du primordium (phase I). Cependant, les mitoses sont en général plus nombreuses à l'aisselle de l'initium (phase III, fig. 83) et du primordium (phase II, fig. 80) que dans la partie apicale axiale, ce qui permet de penser que les vagues mitotiques sont acropètes. Ces faits sont certainement en

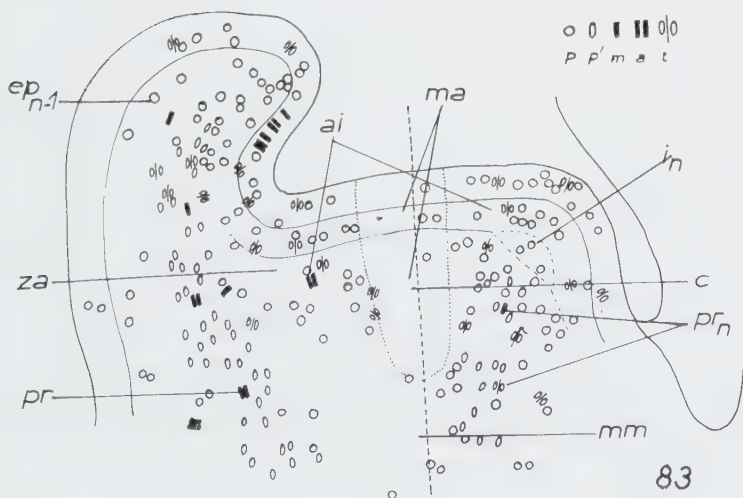
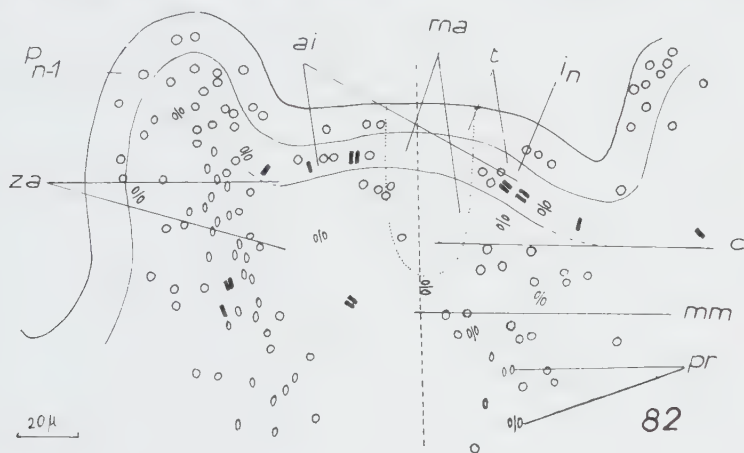


FIG. 82 et 83. — Apex du *D. rotundifolia* au même stade de développement, à la phase II (fig. 82) et à la phase III (fig. 83) d'un plastochrone. Relevé des mitoses (mêmes notations) dans quatre coupes longitudinales superposées, proches de l'axe, correspondant aux apex des figures 75 et 76. Mitoses de régénération s'approchant de l'axe (phase II), puis s'en éloignant (phase III). Ces vagues de mitoses, partie de l'initium i_n (phase II), atteignent l'axe (phase III). Mitoses de croissance en hauteur de la région axiale basale du corpus c se transformant en méristème médullaire, proches du sommet (phase II), puis éloignées du sommet (phase III). za , zone axillaire moins active déjà à l'aisselle du primordium de $20\ \mu$ de haut.

rapport avec le rôle important des initiums et des primordiums foliaires en temps que *centres de prolifération*, déjà noté par BUVAT, et qui, d'après M^{lle} CATESSON, sont à l'origine de ces vagues mitotiques.

On note cependant chez le *D. rotundifolia* un certain *retard à la régénération* à l'aisselle du primordium naissant (phase I), correspondant à un apex qui se dégage assez tardivement du primordium. Les mitoses proches de l'axe à la phase I proviendraient de la fin de l'initiation foliaire de la phase III précédente (fig. 83). Ce retard ne semble plus exister chez le *D. intermedia* (voir plus loin).

Il faut noter également que la *différenciation ventrale du primordium* (pl. XII, fig. 1) commence très tôt, quand le primordium foliaire atteint à peine 20 à 30 μ de haut. Sa zone axillaire comporte alors moins de mitoses que le restant de l'anneau initial (fig. 82, *za*). De sorte que l'influence du primordium sur la régénération apicale ne pourrait se faire qu'au début de la phase II, et se terminerait à la fin de cette phase. Elle n'existerait plus à la phase III du plastochrone, quand le primordium se transforme en ébauche (fig. 81 et 83).

De toute manière, les cellules apicales axiales apparaissent assez *passives* au cours de ce fonctionnement, les impulsions de prolifération provenant, au début tout au moins, de l'organogénèse foliaire. Elles appartiennent à la zone moins active que ménagent les oscillations de l'anneau initial. Cette zone se comprime et se dilate tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, autour de l'axe, à chaque plastochrone (fig. 84 a), et se réduit à un *tout petit méristème d'attente* au cours des plastochrones successifs (fig. 84 b, *ma*).

D'où la justification de la zonation de BUVAT et de PLANTEFOL que nous avons adoptée. Au point de vue des filiations cellulaires, les cellules apicales axiales participent à l'élaboration de la tige feuillée, car elles ne sont pas dépourvues de divisions (une ou deux par relevé), et leur descendance s'incorpore plus ou moins vite à l'anneau initial. Mais à mesure que le méristème d'attente se développe, elles semblent devenir de moins en moins indispensables.

f. — HÉLICES FOLIAIRES ET SECTEURS MORPHOGÈNES D'INITIATION ET DE RÉGÉNÉRATION. — D'après l'étude de la répartition de l'activité apicale, l'anneau initial reste partagé tout au long d'un plastochrone, en *quatre secteurs* déjà définis par BERSILLON (1955 *b*) chez une Papavéracée. Ce sont (fig. 85) :

1° *Deux secteurs morphogènes* dont l'activité est essentielle, (1) étant celui d'initiation ou de croissance horizontale, (2) celui de régénération horizontale et verticale.

2° Ils sont séparés par *deux secteurs de repos relatifs*, (3) et (4), dont l'activité est secondaire. Mais ces secteurs sont influencés par les deux premiers dans les régions limitrophes. De plus, le secteur (3), situé au-dessus de l'aisselle de l'ébauche ($n - 3$), est très réduit par suite de la petitesse de l'apex et aussi de *l'extension des secteurs morphogènes*

au cours du *plastochrone*. Le secteur (4), situé au-dessus de l'ébauche ($n-2$), est plus net.

De *plastochrone* en *plastochrone*, chacun de ces secteurs passe par trois états : initiation, régénération, repos relatif. Les secteurs morphogènes progressent dans le sens de deux hélices foliaires (fig. 85 et 86).

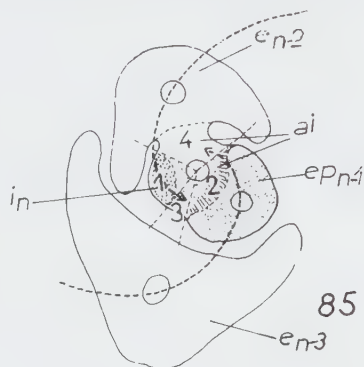
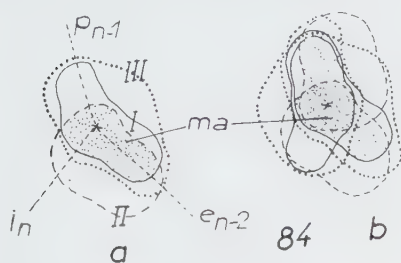


FIG. 84. — Schémas tirés des figures 79, 80, 81, montrant l'individualisation du méristème d'attente *ma* (en pointillé fin), partie commune apicale axiale non touchée par les fluctuations des mitoses de l'anneau initial *ai*. **a)** Au cours des 3 phases *plastochroniques* I, II et III (les axes de symétrie des initium i_n , primordium p_{n-1} et ébauche e_{n-2} servent de points communs de superposition); **b)** *Idem* au cours de deux *plastochrones* consécutifs.

FIG. 85. — Schéma montrant le partage de l'anneau initial *ai* en 4 secteurs, dans un apex du *D. rotundifolia* à 2 hélices foliaires correspondant à la figure 81 : 2 secteurs plus actifs, morphogènes : (1), d'initiation, (2), de régénération; et 2 secteurs de repos relatifs (3) et (4), influencés par les 2 secteurs précédents.



FIG. 86. — Microphotographie d'un tel apex du *D. rotundifolia* au stade de 2 hélices foliaires. Coupe transversale. i_n , initium; p_{n-1} , primordium foliaire. (Navachine-Hématoxyline.)

Dans l'apex de *Luzula*, au contraire, il n'existerait qu'un seul secteur se rapportant à l'activité foliaire, et qui progresserait dans le sens d'une seule hélice foliaire.

Il semblerait donc que le nombre de secteurs apicaux actifs, d'initiation et de régénération puisse définir celui des hélices foliaires.

Remarque. — Comme nous l'avons montré plus haut, il peut exister un temps mort au début de la régénération (anneau initial peu méristématique), mais il existe déjà une impulsion prolifératrice exercée par l'initium. D'autre part, il ne peut y avoir d'induction de prolifération directe comme chez *Cheiranthus* (BUVAT, 1952) entre primordium âgé ($n-1$) et l'initiation nouvelle ($n+1$), car non seulement la zone axillaire mais même la région des cornes foliaires de ($n-1$) sont déjà moins actives à la phase III (fig. 87), précédant l'initiation ($n+1$). D'ailleurs, l'initiation nouvelle n'a lieu qu'après la régression des mitoses du secteur (2). Chez le *Drosera*, la continuité d'initium à initium n'est donc pas absolue; elle l'est encore moins à la fin du stade juvénile, la méristématisation apicale étant encore moins nette. D'où l'importance des secteurs morphogènes pour définir les hélices foliaires quand la continuité n'apparaît pas.

g. — DÉTERMINATION DU PROCAMBIUM DES TRACES FOLIAIRES. — Nous n'en donnerons ici qu'un aperçu nécessaire à l'étude du point végétatif.

A sa naissance, le procambium d'une trace foliaire se détermine par ses divisions longitudinales répétées, le trajet des traces foliaires étant repéré au préalable grâce à l'étude de leur système de liaison (défini par exemple par la séparation des protoxylèmes), et de celle de son évolution avec la phyllotaxie. A un stade un peu plus avancé, le procambium est reconnaissable à ses cellules longues et étroites, disposées en faisceaux. L'histogénèse du procambium comprend en outre des phénomènes de différenciation cellulaire permettant parfois de mieux le localiser.

Le procambium naît dans un tissu subapical particulier, que LOUIS (1935) a appelé le *prodesmogène*, qui conserve des caractères méristématiques quand le reste des tissus apicaux commence à se différencier. Chez le *Drosera*, nous avons déjà mis en évidence le prodesmogène depuis le stade embryonnaire. Il provient, chez la plante adulte, de l'anneau initial qu'il prolonge vers le bas (fig. 75 a, b et 76 a, b). En plus du procambium, le prodesmogène donne naissance au périprocambium tannifère et au parenchyme des rayons médullaires. Le prodesmogène (fig. 88) est sensiblement homogène juste sous l'anneau initial (fig. B1, *pd*), mais avec la différenciation commençante très précoce des fenêtres foliaires et des rayons médullaires (dès l'unité [$n-2$] et même [$n-1$]), il comprend, chez le *Drosera*, des parties plus méristématiques formant des sortes de « cordons prodesmogéniques » (fig. B2 et B3, *pd_{n+1}*) (fig. 61 b, *pd_{n+1}* et *pd_{n+2}*, pour un apex évolué). Ces cordons correspondent aux futurs cordons procambiaux, et ils sont

comme *suspendus*, car ils se différencient vers la base, sans joindre aucune des traces procambiales déjà existantes, en particulier celles appartenant au même système de liaison (fig. B2, pd_{n-1} net; B3, pd en voie de différenciation).

L'étude des phases plastochroniques permet de localiser avec précision, en suivant l'évolution du prodesmogène et de l'anneau initial, le moment de l'apparition du procambium de chaque unité foliaire par rapport aux phénomènes d'organogénèse foliaire. Elle permet aussi de déterminer son sens de progression.

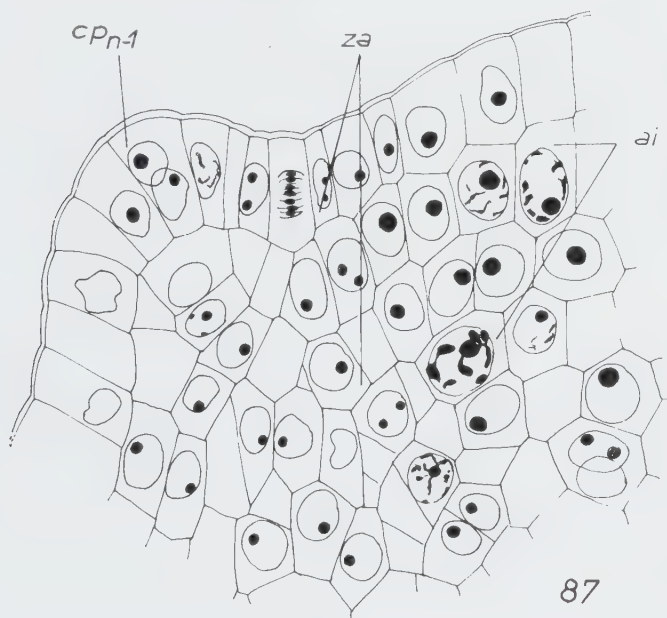


FIG. 87. — Point végétatif du *D. rotundifolia*. Coupe longitudinale. Début de différenciation de la zone axillaire za dans la région des cornes foliaires du primordium âgé ep_{n-1} à la phase III. Petits nucléoles de cette zone. Nucléoles plus gros dans la partie de l'anneau initial ai située plus haut. Mitoses moins nombreuses.

Chez le *D. rotundifolia*, l'apparition du procambium de chaque trace foliaire se localise ainsi après les premières divisions de l'initiation foliaire (fig. 75 a, b et 78), à la phase II du plastochrone (fig. 88, B2, C2, D2, pr_n). Il n'y en a pas encore à la phase I, au début de la croissance horizontale du futur initium i_n (fig. 88, B1, C1 et D1). La progression du procambium est *en gros acropète* à partir des unités procambiales plus anciennes. Ainsi, sur la figure 76 a, la trace procambiale pr_n de l'initium i_n , qui progresse à partir de la trace pr_{n-2} (fig. 75 b), atteint un niveau plus élevé que sur la figure 75 a. Cette progression est *très rapide*, puisqu'à la phase III, quand l'initium est assez évolué, le cordon procambial est déjà formé et atteint l'anneau initial vers la base du *corpus* (fig. 76 b). Les divisions banales d'élargissement des « cordons prodesmogéniques suspendus », qui suivent la croissance apicale

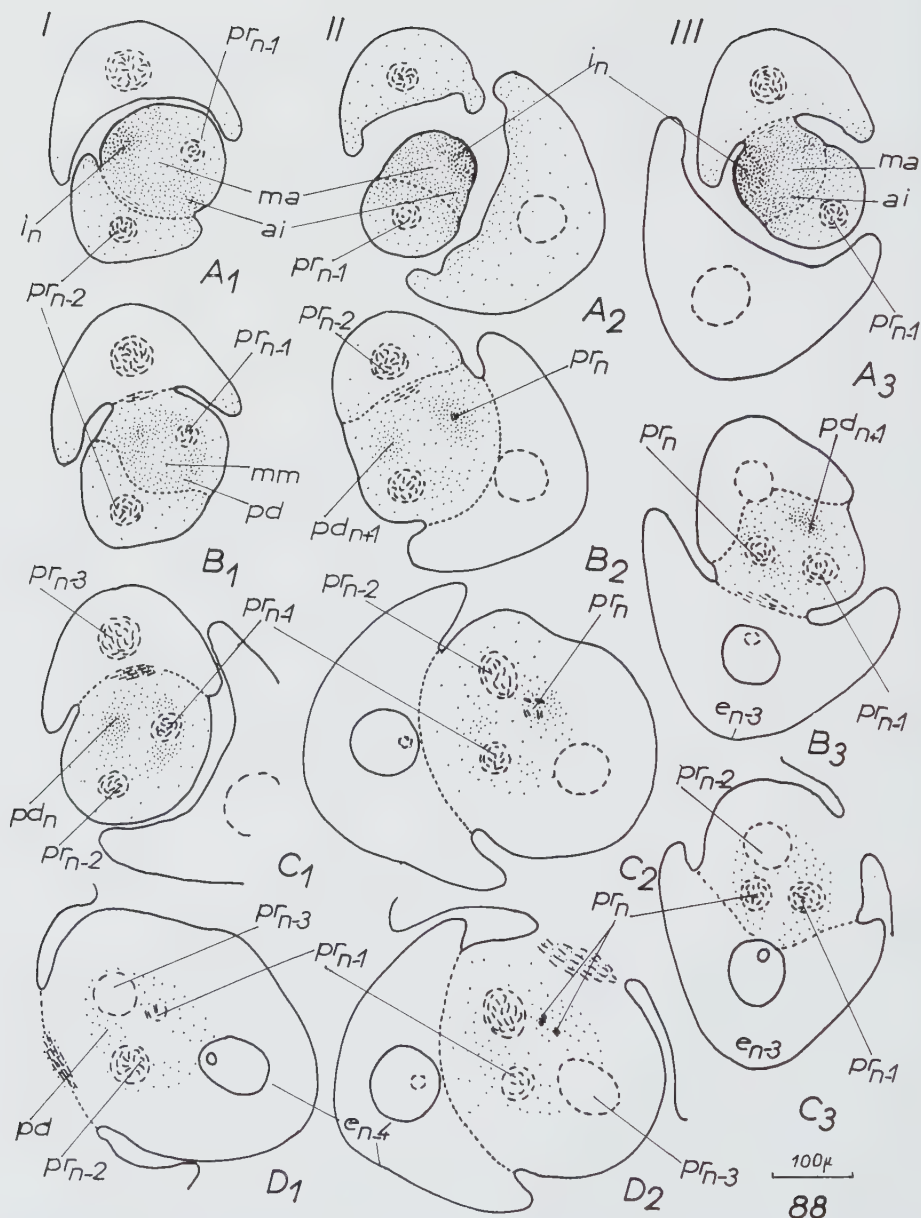


FIG. 88. — Coupes transversales de 3 points végétatifs du *D. rotundifolia* aux différentes phases d'un plastochrone, montrant la formation du procambium pr_n d'une trace foliaire. Pas encore de trace procambiale à la phase I (A_1 , B_1 , C_1), mais un cordon prodesmogénique pd_n (B_1), plus méristématique, suspendu entre la base du futur soubassement foliaire i_n appartenant à l'anneau initial ai (A_1), et le procambium pr_{n-2} dont il est séparé par un prodesmogène en voie de différenciation (C_1). Ce cordon était déjà présent au plastochrone précédent (B_2 et B_3 , pd_{n+1}). Premières divisions procambiales pr_n à la phase II (A_2 , B_2 , C_2 , D_2), au sein du pd_n (B_3 , C_3 , D_3) en continuité avec pr_{n-2} (D_2). Trace procambiale pr_n déjà épaissie à la phase III (B_3 , C_3), montant jusqu'à la base du corpus.

au cours de plus d'un plastochrone (fig. 89, pd_{n+1}), n'ont donc rien à voir avec les divisions si rapides du procambium. La méconnaissance du fonctionnement apical et subapical aurait pu faire croire à des cordons procambiaux « suspendus », tels ceux observés par BALL (1949).

D'ailleurs, les auteurs, même les plus précis (BERSILLON, 1955 b; M^{me} LANCE, 1958; SLOOVER, 1958), ne tiennent pas compte de ces modi-

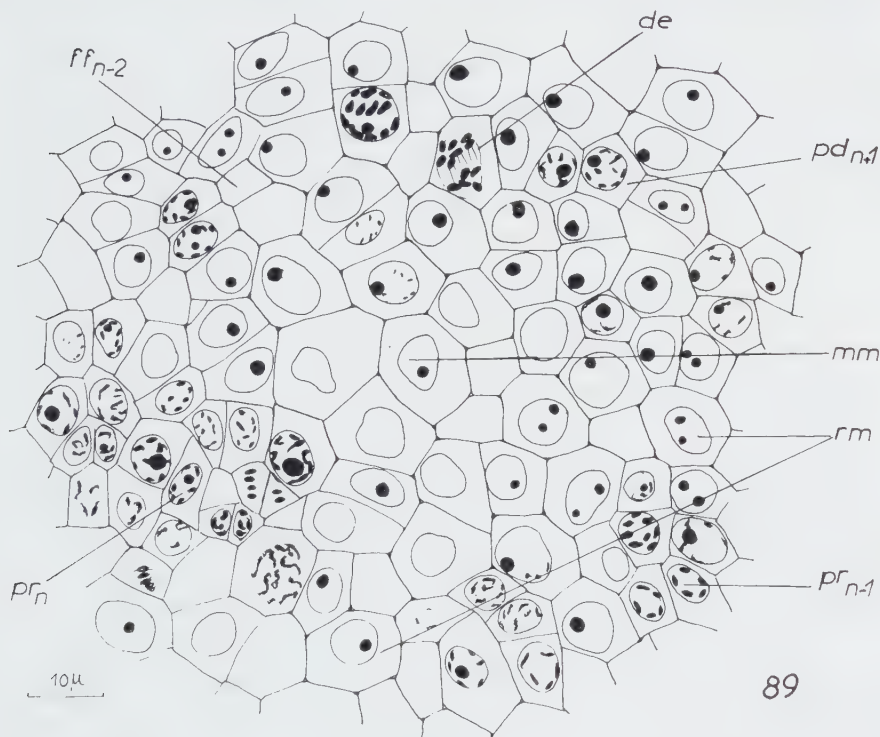


FIG. 89. — Région subapicale d'un point végétatif du *D. rotundifolia*. Coupe transversale correspondant à la figure 88 B_s. Divisions d'élargissement telles que *de* du cordon prodesmogénique « suspendu » pd_{n+1} , au cours d'un plastochrone précédant la formation de l'initium i_{n+1} , pr_n , pr_{n-1} , traces procambiales des feuilles i_n et e_{n-1} ; *mm*, méristème médullaire; *rm*, rayons médullaires en voie de différenciation; ff_{n-2} , fenêtre foliaire. (Navachine-Hématoxyline.)

fications possibles autres que procambiales du prodesmogène, ou de l'élargissement du *corpus*. Ils ne tiennent pas compte non plus, en général, des phénomènes de dédifférenciation qui président à la naissance du procambium, et font que la prolifération ne peut être aussi rapide quand l'histogénèse a lieu dans un tissu en partie différencié, comme par exemple dans une fenêtre foliaire ou un rayon médullaire (comparer les niveaux C2 et D2 de la figure 88, en D2 les divisions procambiales sont moins fréquentes, le prodesmogène étant plus différencié).

La genèse précoce du procambium foliaire et son ascension acropète sont conformes à de nombreux travaux plus ou moins récents (ESAU, 1942; CRAFTS, 1943; GUNCKEL et WETMORE, 1946; SLOOVER, 1958), malheureusement souvent peu précis. Il n'en serait pas ainsi, toutefois, pour toutes les Angiospermes (BERSILLON, 1955 a). Chez certaines plantes vasculaires, l'apparition du procambium pourrait précéder l'initiation foliaire (BERSILLON, 1955 b; SLOOVER, 1958). Ces résultats demanderaient une plus ample justification par une étude de l'activité apicale et subapicale.

Que l'apparition du procambium d'une trace foliaire ne se fasse pas avant le début de l'initiation foliaire correspondante chez les *Drosera* où la tige est essentiellement formée de segments foliaires, paraît assez logique, mais permet de ne pas interpréter l'initiation foliaire comme une conséquence de la formation d'une trace procambiale.

C. — LES PLANTES DE PLUSIEURS ANNÉES

a. — CROISSANCE DE L'ANNEAU INITIAL ET DU MÉRISTÈME D'ATTENTE. — L'étude de la répartition des mitoses (fig. 90 a) et l'extension des gros précipités de tannins apicaux de l'épiderme nous permettent d'évaluer les modifications de taille de l'anneau initial et du méristème d'attente, concomitantes à celles de la taille de l'apex (fig. 90 b). En comparant les apex des figures 81 et 90, on voit que le méristème d'attente grandit, mais peu, alors que l'anneau initial s'étend en surface (comme d'ailleurs en volume), tout en devenant à peine plus large.

b. — EVOLUTION DU FONCTIONNEMENT APICAL. — On retrouve le même type de répartition *plastochronique* des mitoses dans un gros point végétatif (fig. 90 a) que dans un petit (fig. 81). Des inductions prolifératrices s'étendent des secteurs morphogènes d'initiation et de régénération vers les secteurs en repos relatif. Fait nouveau, la croissance horizontale de l'initium i_{n+1} commence plus tôt, à la phase III (fin initiation i_n) et non à la phase I suivante, marquant l'*accélération du rythme plastochronique*. Le secteur (3) est plus grand; il est mieux individualisé. i_{n+1} forme un *secteur morphogène* nouveau (5), proche de l'unité e_{n-2} , et qui ampute plus tôt le secteur (4), avant la transformation du secteur (2) de fin de régénération en nouveau secteur de repos relatif, et dont il est séparé par un petit secteur nouveau (6).

La naissance d'un secteur (6) que comporte l'éloignement des feuilles au point végétatif peut être le signe de cette *autonomie relative* que possède chaque unité foliaire, tant qu'elle n'a pas terminé sa phase morphogène, à cause sans doute de la place nécessaire pour réaliser son propre développement sans gêner celui des autres. Mais à l'éloignement minimum nécessaire à sa propre formation s'ajoute, à mesure que croît le point végétatif (ici probablement par une intensification

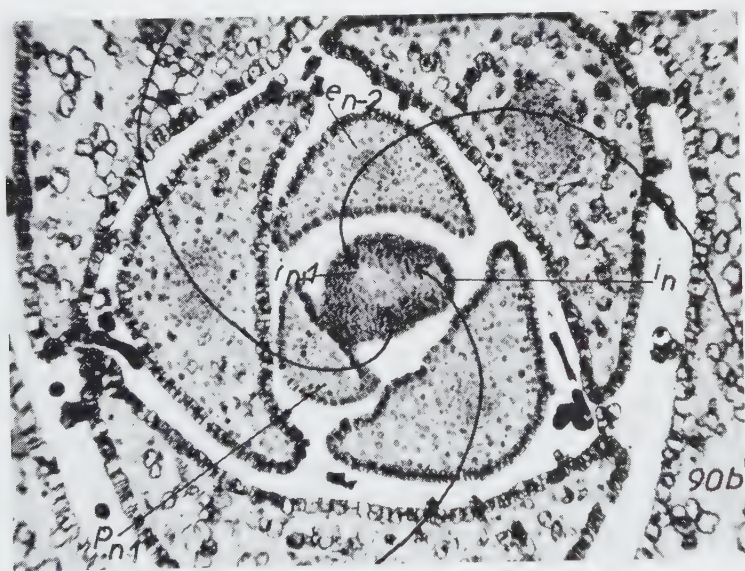
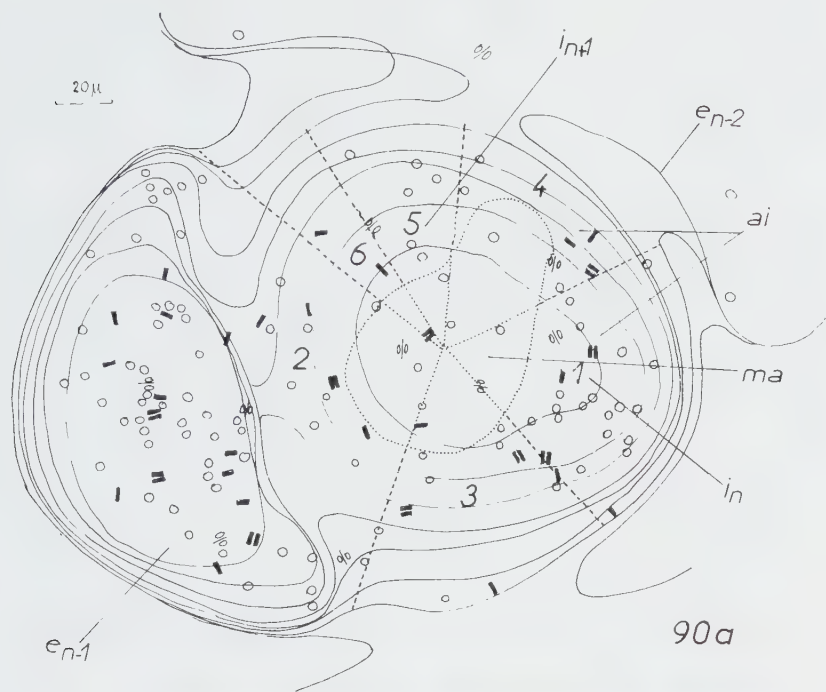


FIG. 90. — Gros point végétatif d'une plante de plusieurs années du *D. rotundifolia*. Passage de 2 à 3 hélices foliaires. a) Relevé des mitoses dans 8 coupes transversales superposées. Augmentation du nombre des secteurs plus actifs (1, 2 et 5) et de ceux de repos relatifs (3, 4 et 6), de l'anneau initial *ai*. b) Microphotographie d'un tel apex en coupe transversale. *in+1*, nouvel initium foliaire (début de croissance horizontale); *in*, initium foliaire âgé; *p_{n-1}*, jeune ébauche foliaire; *e_{n-2}*, ébauche foliaire plus âgée; *ma*, méristème d'attente à précipités tannifères plus importants dans l'assise épidermique. (Navachine-Hématoxyline.)

de l'activité d'élargissement, marquant la fin de l'état végétatif), l'espace nécessaire pour la formation de futurs soubassements foliaires plus nombreux.

Nous retrouvons la même évolution mais plus poussée chez le *D. intermedia* (voir plus loin).

c. — SECTEURS APICAUX SUPPLÉMENTAIRES ET HÉLICES FOLIAIRES. — La formation de secteur (6) empêche la contiguïté entre deux secteurs morphogènes voisins appartenant aux unités foliaires p_{n-1} et i_{n+1} , dont les influences s'affrontent alors que de nouvelles s'établissent entre les unités i_{n+1} et e_{n-2} , cette dernière étant plus méristématique. Le nombre de secteurs morphogènes ayant augmenté, *trois hélices foliaires* nous semblent représenter le mieux l'évolution du fonctionnement apical. L'apparition d'un secteur actif nouveau au moment du changement de contacts parastiques, comme c'est le cas de la figure 90, laisse donc supposer la naissance d'une hélice nouvelle, accompagnée de celle d'un centre générateur de feuilles.

V. — POINT VÉGÉTATIF DU « *D. INTERMEDIA* » AU STADE DE TROIS HÉLICES FOLIAIRES

Notre étude se bornera à celle de points végétatifs dont l'évolution, plus rapide que celle du *D. rotundifolia*, a déjà atteint le stade de trois hélices foliaires.

A. — STRUCTURE DES POINTS VÉGÉTATIFS PRIMAIRES ET SECONDAIRES

A ce stade, le point végétatif du *D. intermedia* a la forme d'un dôme fortement aplati, entouré de primordiums moins embrassants que ceux du *D. rotundifolia*. En coupe longitudinale (fig. 91 a et b), il présente une *tunica* (*t*) bisériée coiffant un *corpus* (*c*) large mais peu épais, ne dépassant pas quatre cellules en hauteur. Le méristème (*mm*) remonte très haut dans l'apex et se transforme rapidement en moelle différenciée. Cette structure caractérise une plante en rosette où l'allongement de la tige est plus réduit encore que chez le *D. rotundifolia*. Il en est de même chez l'*Arabidopsis* (VAUGHAM, 1952), ce qui confirme notre interprétation du rôle du *corpus* et du méristème médullaire dans la croissance en hauteur de la plante. Cependant, à la différence de beaucoup de plantes en rosette, le méristème médullaire est relativement étroit, de sorte que le prodesmogène et le procambium des jeunes unités foliaires se forment surtout à partir du *corpus* et non à partir de la *tunica* qui comporte peu de divisions périclinales latérales autres que celles d'initiation foliaire.

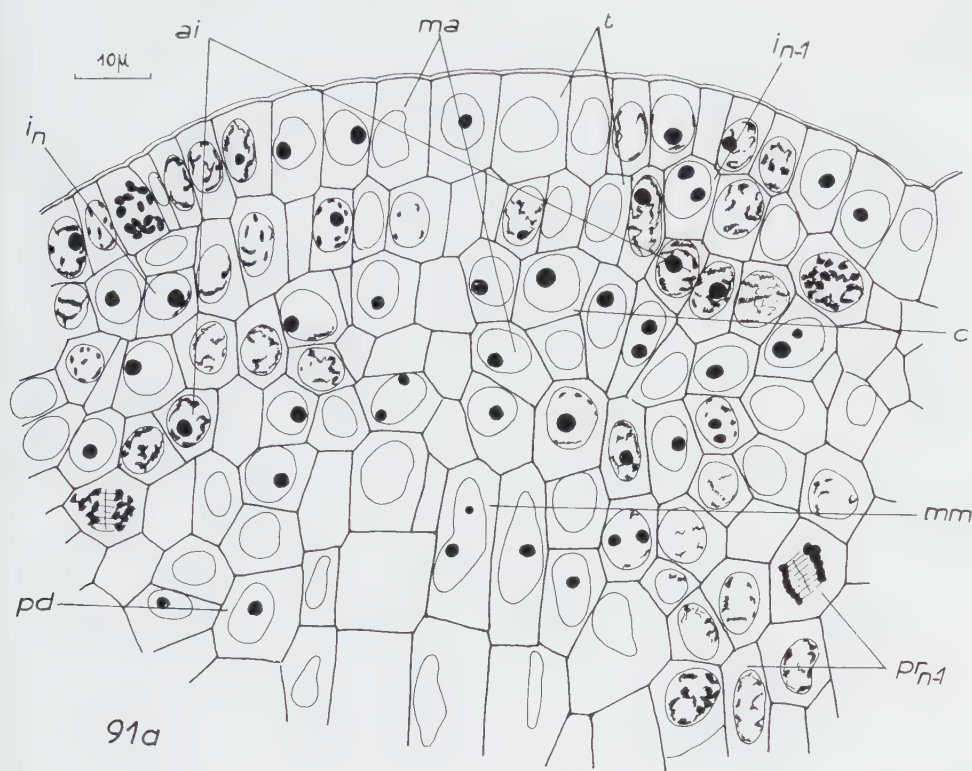
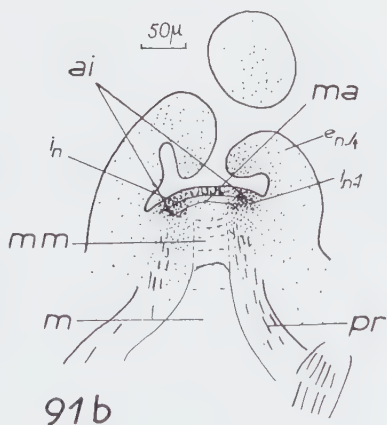


FIG. 91.

Point végétatif évolué du *D. intermedia* au stade de 3 hélices foliaires. **a)** Coupe longitudinale axiale passant par un jeune initium i_n et un initium âgé i_{n-1} de l'anneau initial ai ; ma , méristème d'attente à mitoses rares, à nucléoles un peu plus petits. Notez quelques noyaux de l'assise épidermique déformés par les tannins à la fixation; mm , méristème médullaire inactif, à cellules allongées remontant très haut dans l'apex. **b)** Schéma de la zonation, m , moelle. (Navachine-Hématoxyline.)



Les jeunes points végétatifs secondaires en croissance plus active se distinguent par un *corpus* beaucoup plus important. Il atteint souvent 30 à 45 μ de haut au lieu des 20 à 25 μ habituels (fig. 92 a et b). Mais un peu plus tard, il se transforme en grande partie en méristème médullaire.

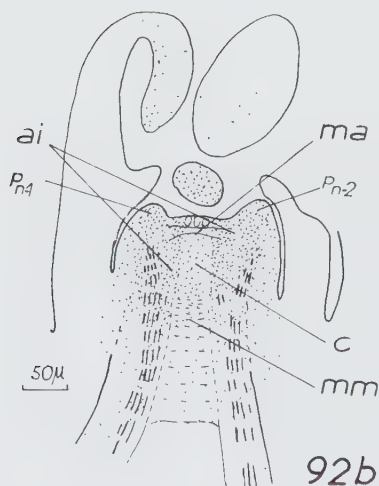
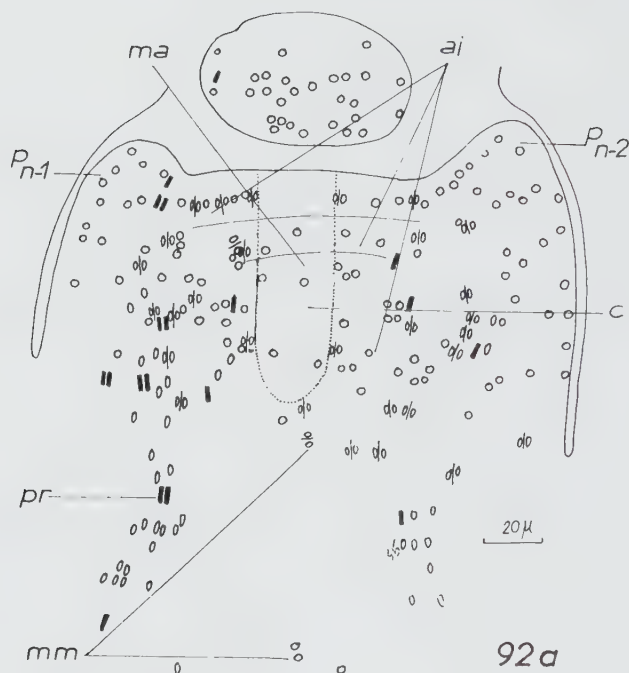


FIG. 92.

Jeune point végétatif secondaire du *D. intermedia*. a) Relevé des mitoses dans 4 coupes longitudinales axiales superposées. ai, anneau initial assez allongé, en activité de régénération à l'aisselle des primordiums foliaires p_{n-1} et p_{n-2} ; ma, méristème d'attente également allongé; c, corpus épais provenant de l'anneau initial épais de l'apex primaire; mm, méristème médullaire basal, encore peu développé. b) Schéma de la zonation.

B. — INITIUM ET PRIMORDIUM FOLIAIRES

La formation des initiums et des primordiums foliaires ne diffère guère du cas du *D. rotundifolia* (voir plus haut).

Au point de vue cytologique, au réveil du bourgeon d'hiver, l'initium

foliaire (pl. XV, fig. 2, i_n) comporte des phénomènes de dédifférenciation les plus poussés de l'anneau initial (ai). C'est l'initium âgé (même figure) ainsi que le très jeune primordium (pl. XIII, fig. 1, ip_{n-1}) qui ont les plus gros nucléoles (3 à 3,5 μ de diamètre). Ces derniers n'atteignent plus que 2,5 à 3 μ de diamètre chez un primordium plus âgé (pl. XV, fig. 1, p_{n-2}). L'étude de la répartition des ARN sur les fixations de Brachet indique des phénomènes semblables quant à la richesse maximum des jeunes feuilles en ARN (fig. 96 a, b et c); l'état du chondriome et des vacuoles également. Le chondriome est fin et abondant, avec des proplastides n'existant que dans les régions latérales, les moins méristématiques de l'initium (pl. XIII, fig. 1, ip_{n-1}). Quant aux vacuoles, elles sont nombreuses mais chondriomiformes, parfois légèrement renflées et en partie anastomosées, avec souvent des précipités sidérophiles, sans doute protéiques.

La plus grande activité cellulaire se trouve ainsi à la fin de l'initiation foliaire et au début seulement de la surrection du primordium, fait peu courant, car, en général, c'est dans le primordium foliaire seulement que ce maximum est atteint (M^{mo} LANCE, 1958). D'où, sans doute, un début de différenciation ventrale (mpv) très précoce du jeune primordium, marqué par un appauvrissement des cellules en ARN (fig. 96 b et c).

C. — MISE EN ÉVIDENCE DE L'ANNEAU INITIAL ET DU MÉRISTÈME D'ATTENTE PAR L'ÉTUDE DE LA FRÉQUENCE DES MITOSES

L'examen des mitoses d'apex évolués, ou encore mieux le relevé des mitoses dans des coupes longitudinales axiales (fig. 93) ou transversales (fig. 94 a et 95 a) superposées, permet de distinguer la même zonation que chez le *D. rotundifolia*. Le *méristème d'attente* (ma) est mieux individualisé. Il est moins exigü (diamètre : 6 à 8 cellules). Ses mitoses plus rares peuvent manquer sur les figures, mais la présence d'un ou de deux noyaux à nucléoles plus gros laisse prévoir des divisions cellulaires pour un proche avenir (fig. 91 a). L'*anneau initial* (ai) *phylogène* comporte par contre de nombreuses mitoses.

La grande activité des jeunes points végétatifs secondaires est marquée par un anneau initial plus haut et plus homogène, et par un méristème d'attente réduit (fig. 92 a et b). Ces apex végétatifs se distinguent des apex pré-inflorescentiels par le peu d'activité de la base du corpus, par ses nucléoles ne dépassant pas 2 μ de diamètre. Le passage d'un état végétatif à un état inflorescentiel ne comporte ainsi guère de transition, bien que certains apex évoluent nettement par la suite vers l'état végétatif, et d'autres vers l'état inflorescentiel.

D. — DIFFÉRENCES CYTOLOGIQUES
ENTRE LES TROIS TERRITOIRES APICAUX

Le *D. intermedia* étant généralement moins riche en tannins, ses fixations sont meilleures que celles du *D. rotundifolia*. Comme pour le *D. rotundifolia*, les bourgeons d'hiver, à leur réveil (pl. XIII, fig. 1 et 2), se fixent mieux que les plantes plus épanouies (pl. XIV, fig. 1);



FIG. 93. — Point végétatif du *D. intermedia*. Relevé des mitoses dans 4 coupes longitudinales axiales superposées. Nombreuses mitoses de l'anneau initial (*ai*). Mitoses plus rares de méristème d'attente (*ma*) et du méristème médullaire (*mm*); *pr*, procambium de l'initium *i_{n-1}*; *ff*, fenêtre foliaire. *p*, *p'*, *m*, *a*, *t*, prophase, prophase de cellule procambiale, métaphase, anaphase, télophase.

leur système vacuolaire est moins développé dans les tissus en voie de différenciation. Mais les plastes chlorophylliens remontent plus haut dans l'apex.

La zonation apicale est la même dans les deux cas.

1° Les différences nucléaires sont peu sensibles entre les zones apicales. — Les nucléoles sont généralement un peu plus petits dans le méristème d'attente et le méristème médullaire que dans l'anneau initial, 1,6 à 2 μ de diamètre au lieu de 2 à 2,5 μ (fig. 91 a). Cependant, les nucléoles de quelques cellules-mères axiales du méristème médul-

laire et de quelques grosses cellules du méristème d'attente peuvent atteindre parfois plus de $2\text{ }\mu$. Lors du réveil des bourgeons d'hiver, les apex (pl. XIII, fig. 1 et 2) ont des nucléoles généralement plus gros, de 2 à $3,5\text{ }\mu$ de diamètre, jusque dans les parenchymes des ébauches foliaires, probablement par suite de l'assimilation des réserves nutritives.

On peut aussi déceler parfois des différences dans la structure du

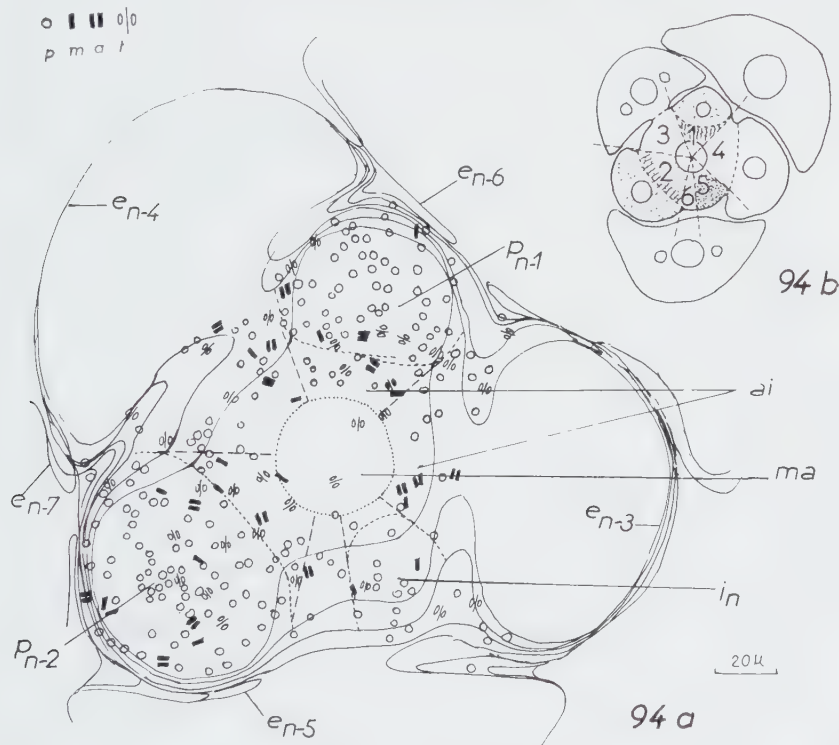


FIG. 94. — Point végétatif évolué (3 hélices foliaires) du *D. intermedia*, à l'aire minimale. a) Relevé des mitoses dans 8 coupes transversales avec son schéma b) montrant le partage de l'anneau initial en 6 secteurs : (1), (2), (5) très actifs dont deux de régénération et un d'initiation, (3), (4), (6), moins actifs. i_n , dernier initium foliaire; p_{n-1} , jeune primordium; p_{n-2} , primordium plus âgé.

fin réseau chromonématique du noyau interphasique, dont les mailles sont beaucoup plus lâches dans les grandes cellules du méristème d'attente que dans les cellules de l'anneau initial (pl. II, fig. 1 et 2).

Remarques sur la structure nucléaire des Drosera. — Après action du fixateur de Helly dont nous avons discuté la fidélité (voir chapitre I), et après coloration de l'ADN par la méthode de Feulgen, les noyaux du *D. intermedia* ont une structure qui se rapproche du type semi-réticulé à chromocentres (pl. II, fig. 1), bien que sur le vivant seules les granulations chromocentriques soient visibles comme

chez le *D. rotundifolia* (pl. I, fig. 1). ROSENBERG (1899, 1904 et 1909) et LÉVINE (1916) les avaient classés parmi les noyaux à prochromosomes. Toutefois, ces chercheurs ont utilisé des méthodes de fixations non contrôlées ou reconnues depuis comme peu fidèles (CARNOY, FLEMING). Leurs résultats sont donc sujets à caution, bien que certaines figures ressemblent beaucoup à celles obtenues à partir des fixations au Helly. Mais d'une part, le nombre des chromocentres qui est sensible-

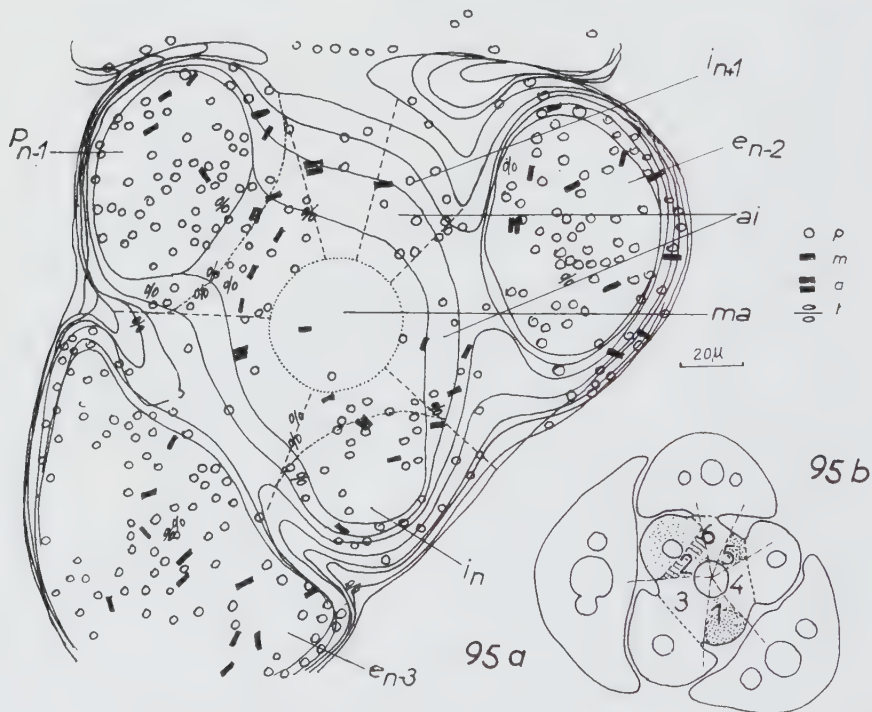


FIG. 95. — *Idem* à l'aire maximale, avec formation d'un secteur nouveau (5) lors du début de croissance horizontale de l'initium i_{n+1} séparé du secteur (2), par un petit secteur (6). Trois secteurs très actifs (1), (2) et (5), dont 2 secteurs d'initiation et 1 de régénération. a) Relevé des mitoses. b) Schéma.

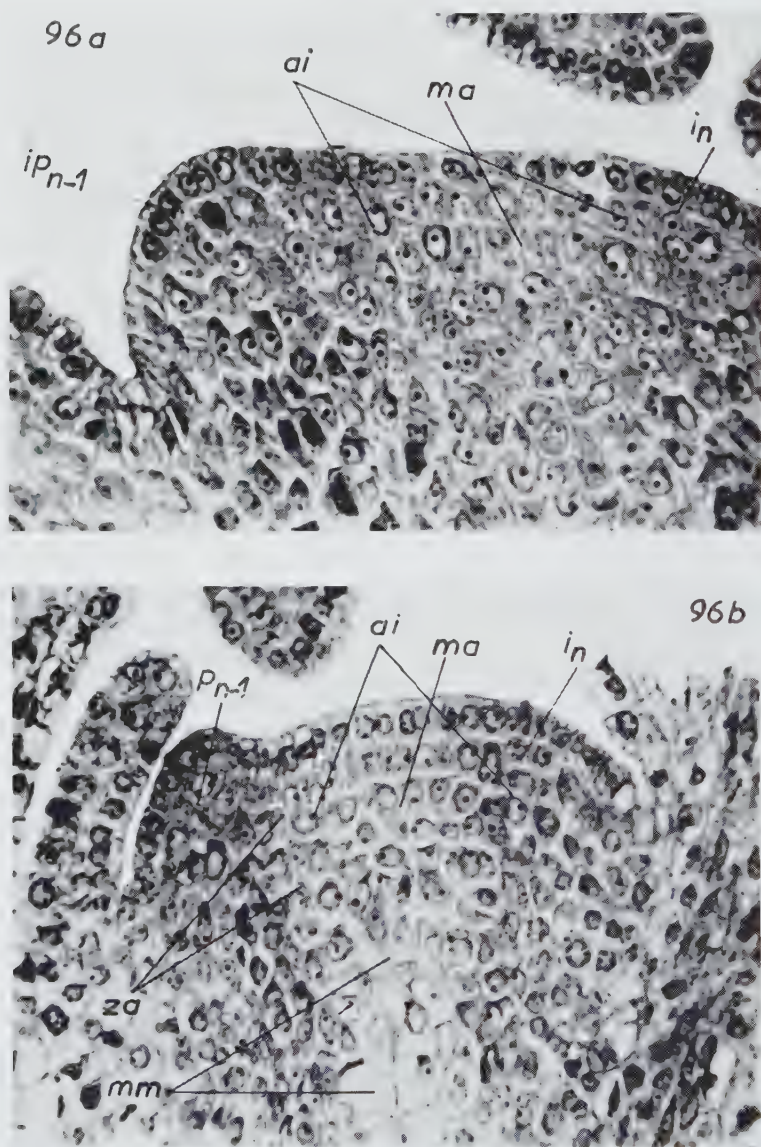
ment égal au nombre de chromosomes dans les cellules méristématiques n'est pourtant pas fixe : il augmente dans les tissus en voie de différenciation où les noyaux quiescents présentent en même temps une déchromatisation plus poussée (pl. II, fig. 10). D'autre part, les chromosomes ne proviennent pas seulement des chromocentres, mais également du fin réseau. Par contre, les noyaux du *D. rotundifolia* se rapprochent davantage des noyaux à prochromosomes par leur réseau chromatique plus ténu, à peine perceptible (pl. II, fig. 9), et leurs chromosomes plus épais et plus courts (pl. I, fig. 5 et 10), conformément à la classification de M^{lle} DELAY (1946).

2° *L'évolution du système vacuolaire* entre le méristème d'attente et l'anneau initial est frappante dans l'*assise épidermique, seule tannifère*. Sur les fixations particulièrement réussies, les précipités de tannins épousent la forme des vacuoles (pl. XIII, fig. 1). Contrairement aux affirmations de HOMES (1927), les vacuoles des cellules apicales axiales ne sont pas formées de fines gouttelettes arrondies, mais d'éléments plus ou moins confluent, gros surtout vers les extrémités supérieures et inférieures des cellules (pl. XIII ou XIV, fig. 1). Le réseau des vacuoles devient de plus en plus fin dans l'anneau initial où il se résout parfois en gouttelettes rondes ou allongées (initium ou zone de régénération active). L'*assise sous-épidermique* et le *corpus*, non tannifères, comportent également des vacuoles plus ou moins anastomosées, avec quelques gros éléments dans le méristème d'attente (pl. XIII ou XIV, fig. 1). A la base du *corpus* (pl. XIV, fig. 1), il se produit une différenciation vacuolaire très nette; elle s'accroît davantage dans le méristème médullaire axial (*mm*). Par contre, les vacuoles sont beaucoup moins renflées dans le prodesmogène latéral (*pd*). Quant à l'anneau initial (*ai*), il présente souvent de fines vacuoles chondriosomiformes rondes ou allongées dans l'initium foliaire (pl. XV, fig. 2, *in*). Elles sont parfois un peu plus renflées et en partie anastomosées (pl. XIV, fig. 1).

3° *Le chondriome* des cellules apicales suit une évolution parallèle à celle des vacuoles. Particulièrement fin dans l'anneau initial, il comprend soit de longs chondriocontes flexueux (pl. XIII, fig. 1), soit le plus souvent des mitochondries en chaînettes provenant sans doute de la fragmentation des chondriocontes (pl. XIV, fig. 1). Sur certaines fixations, cette fragmentation quasi générale, s'ajoutant à des difficultés de différenciation, est certainement due à un défaut de fixation, car, quand le chondriome se différencie mieux à l'alun, les chondriocontes sont encore présents. Le *chondriome est moins abondant dans le méristème d'attente* (pl. XIV, fig. 1, *ma*) où l'on trouve aussi des *plastides* dont certains renferment de l'amidon (*la*). Ces plastides peuvent être plus nombreux et s'imprégner de chlorophylle jusque dans l'*assise épidermique*, dans le cas d'apex exposés à la lumière (pl. XIII, fig. 1). Dans l'anneau initial, les chondriocontes qui donnent naissance aux chloroplastes sont à peine renflés. A la base du *corpus* et dans le méristème médullaire (*mm*), les chloroplastes se différencient assez rapidement (pl. XIII, fig. 2).

4° *La répartition des acides ribonucléiques*, donnée par la méthode de Brachet, confirme les différences d'activité cellulaire montrées par la répartition des mitoses comme par les différences cytologiques entre ces trois zones apicales. Le test à la ribonucléase, qui est légèrement négatif chez le *D. rotundifolia* (une légère coloration demeure après digestion à la ribonucléase), est positif chez le *D. intermedia* : la décoloration est quasi complète, seule l'*assise épidermique* présentant

parfois une légère coloration d'ailleurs plus violacée ne gênant pas l'interprétation des résultats. La Pyronine colore fortement l'anneau initial prolongé par le prodesmogène et le procambium, de même que



les jeunes primordiums foliaires, montrant leur forte richesse en ARN (fig. 96 a, b et c), surtout dans le primordium naissant (fig. 96 a). Mais l'initium apparaît plus riche en ARN que le secteur de régénération (fig. 96 b). De plus, l'aisselle du primordium est également un peu moins colorée, montrant le début de différenciation précoce séparant

le primordium de l'apex (fig. 96 b et c). Le méristème d'attente (*ma*) est un peu moins coloré que l'anneau initial et le méristème médullaire (*mm*) moins coloré que le prodesmogène. Cependant, sa naissance

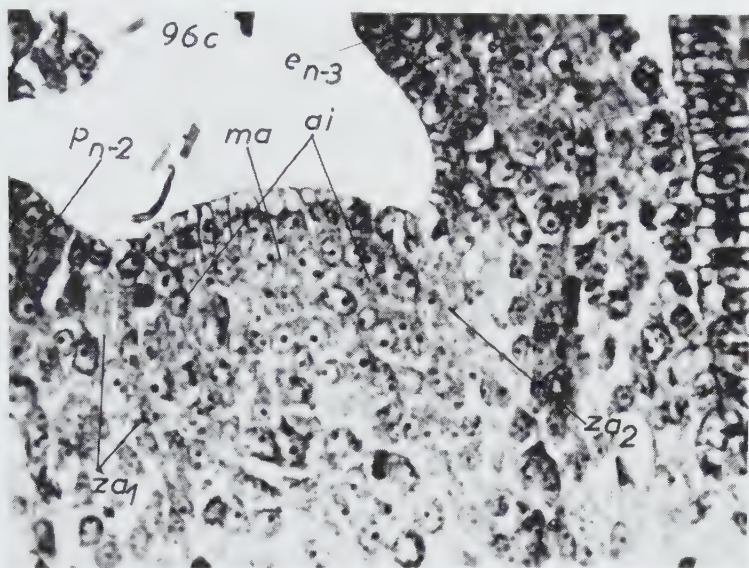


FIG. 96. — Répartition des ARN dans un point végétatif du *D. intermedia* aux 3 phases d'un plastochrone (méthode de BRACHET). **a)** Phase I — coloration intense à l'aisselle de l'initium primordium ip_{n-1} à nucléoles très gros. Début de régénération à partir du primordium. **b)** Phase II, régénération à l'aisselle du jeune primordium, avec début de zone axillaire moins colorée *za*. **c)** Phase III — régénération à l'aisselle du primordium p_{n-2} et de l'ébauche e_{n-3} , séparée de ces feuilles par des zones axillaires, de moins en moins colorées za_1 , za_2 . *ai*, anneau initial; *ma*, méristème d'attente moins coloré.

à la base du *corpus* (*c*) est marquée par une petite zone un peu plus riche en ARN que le méristème d'attente. La richesse moindre en ARN du méristème d'attente montre une fois de plus son activité bien inférieure à celle de l'anneau initial latéral.

E. — LE FONCTIONNEMENT APICAL LORS DE L'ÉTABLISSEMENT DE TROIS HÉLICES FOLIAIRES

L'examen des figures 94 a, b et 95 a, b nous révèle l'existence, au sein de l'anneau initial, de *trois secteurs morphogènes*, (1), (2) et (5), séparés par *trois secteurs de repos relatif*, dont les mitoses sont moins fréquentes, (3), (4) et (6). Ces derniers ont des mitoses plus nombreuses dans les régions voisines des secteurs morphogènes, comme chez le *D. rotundifolia*. Sur ces deux figures, le point végétatif se trouve à deux phases différentes d'un plastochrone, montrant que les secteurs mor-

phogènes existent tout le long du passage de l'aire minimale (fig. 94) à l'aire maximale (fig. 95), ou inversement.

L'aire minimale est caractérisée par les secteurs morphogènes suivants (fig. 94 a et b) :

(5) initiation foliaire i_n ;

(1) début de régénération à l'aisselle du jeune primordium p_{n-1} , de 7 μ de haut;

(2) régénération à l'aisselle du primordium plus âgé p_{n-2} de 15 à 20 μ .

On retrouve le début d'un secteur morphogène nouveau (5), avec la régression du secteur précédent de régénération le plus âgé, à l'aire maximale (fig. 95 a et b) :

(1) initium foliaire i_n âgé;

(2) régénération à l'aisselle du primordium p_{n-1} de 12 μ de haut;

(5) début de croissance horizontale i_{n+1} .

Les mêmes ondes de mitoses que chez le *D. rotundifolia* se rapprochent et s'éloignent de l'apex lors de l'initiation et de la régénération. Mais au début de la régénération, *les mitoses sont davantage localisées à l'aisselle du jeune primordium*. De sorte que les inductions prolifératrices des initiums et des primordiums foliaires sur les zones axillaires apicales sont plus nettes. Ces vagues de forte densité mitotique concernent cette fois *trois unités foliaires* au lieu de deux. Les oscillations de la zone apicale moins active sont moins accentuées que chez le *D. rotundifolia*, par suite de la présence de secteurs à angle aigu, entamant moins l'apex.

Cette interprétation est confirmée par l'étude de la répartition des ARN. Les cellules de la zone axillaire du jeune primordium (fig. 96 a) sont très riches en ARN. Elles ne le sont plus dans un primordium plus âgé (fig. 96 c) montrant la fin de l'influence du primordium sur l'activité apicale.

De plastochrone en plastochrone, chaque secteur se rapportant à une activité foliaire progresse dans le sens des trois hélices foliaires (fig. 98 b). Il pourrait donc représenter la progression d'un centre générateur de feuille au sein de l'anneau initial. Comme dans le cas d'apex à deux hélices foliaires, *le nombre de secteurs actifs semble pouvoir définir celui des hélices foliaires*.

F. — COMPARAISON DE L'ACTIVITÉ APICALE ENTRE LES APEX JEUNES ET LES APEX ADULTES

La figure 97 représente un jeune apex (six à sept feuilles développées) possédant déjà deux hélices foliaires définies par les deux secteurs morphogènes suivants :

(1) début de croissance horizontale annonçant l'initium i_{n+1} ;

(2) régénération du jeune primordium p_{n-1} de 5 à 10 μ de haut.

Par rapport à ce petit apex, celui de la figure 95 à trois hélices

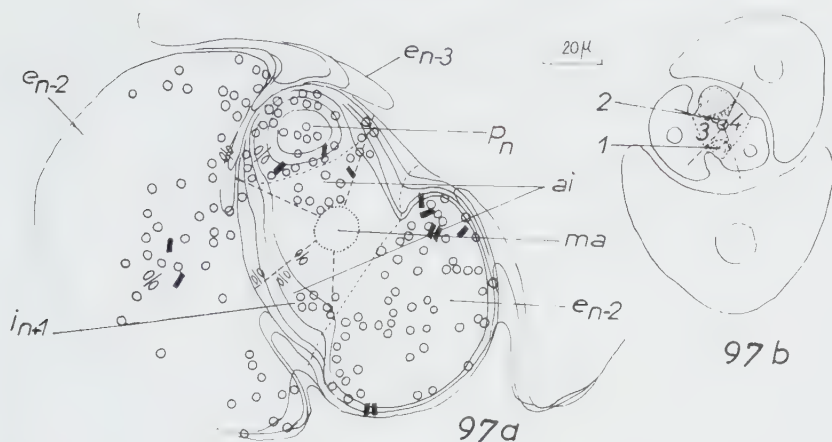


FIG. 97. — Point végétatif juvénile du *D. intermedia*, à 2 hélices foliaires et 2 secteurs morphogènes, (1) d'initiation, (2) de régénération. i_{n+1} croissance horizontale nouvelle, p_n , jeune primordium de 15 μ de haut. e_{n-2} , jeune ébauche foliaire. ai , anneau initial à mitoses plus nombreuses que le méristème d'attente (ma).

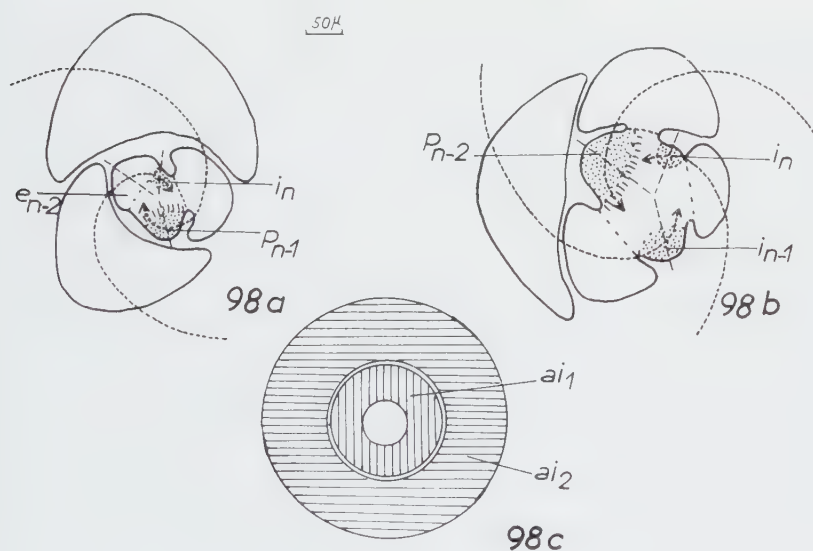


FIG. 98. — Schémas comparatifs de deux points végétatifs du *D. intermedia* au début de la formation d'un initium i_n . **a)** Apex à 2 hélices foliaires, avec deux secteurs morphogènes (1 secteur d'initiation i_n et 1 secteur de régénération à l'aisselle du primordium p_{n-1}). **b)** Apex à 3 hélices foliaires avec, cette fois, trois secteurs morphogènes (2 secteurs d'initiation i_n et i_{n-1} , 1 secteur de régénération à l'aisselle du primordium p_{n-2}). **c)** Surfaces comparatives des anneaux initiaux ai_1 et ai_2 des deux apex précédents, montrant l'augmentation considérable (9 fois) de l'anneau initial à 3 hélices foliaires du *D. intermedia*.

foliaires définies par trois secteurs morphogènes, pris également au début d'une croissance horizontale ($n + 1$), présente indiscutablement une *augmentation de l'activité apicale végétative* qui se porte sur un

secteur morphogène *supplémentaire* : celui de l'initium âgé i_n . Ces faits sont mis en évidence sur les deux schémas comparatifs de la figure 98 (a et b). L'accélération du rythme plastochronique est aussi mise en évidence : il est presque deux fois plus rapide, un initium nouveau apparaissant déjà à l'aire maximale et non plus après l'aire minimale. La régénération plus précoce et plus active, jointe à l'activité générale d'élargissement apical, laisse prévoir d'ailleurs des modifications plus poussées, acheminant l'apex vers cinq secteurs morphogènes (à moins de transformation de l'activité végétative en activité inflorescentielle).

Cette augmentation de l'activité apicale correspond, rien qu'en surface (sans compter celle en volume), à *un accroissement de l'anneau initial de huit à neuf fois* (fig. 98 c). Le méristème d'attente, lui, n'a grossi que de trois fois. D'autre part, les feuilles entamant beaucoup moins l'apex que chez le *D. rotundifolia*, la répartition de cette activité sur un nombre plus grand d'unités foliaires peut se réaliser plus rapidement pour un accroissement égal de l'anneau initial.

G. — SECTEURS DE L'ANNEAU INITIAL ET BOURGEONS AXILLAIRES

Les trois secteurs au repos relatif de l'anneau initial sont axillaires aux ébauches foliaires (n—3), (n—4) et (n—5) (fig. 95). Ils restent méristématiques aux niveaux des nœuds supérieurs (n—3) et (n—4) (pl. XV, fig. 2), malgré la parenchymatisation ventrale (*mpv*) de ces ébauches. Plus bas, tandis qu'une partie de ces secteurs (n—5) subit la parenchymatisation marginale (*mpc*), ils se prolongent d'un côté par le prodesmogène (*pd*) et de l'autre par des bourgeons axillaires (pl. XV, fig. 3 et 4). Ces derniers sont donc *plutôt caulinaires que foliaires*.

L'étude cytologique permet de conclure avec plus de précision, en suivant l'état des cellules situées à l'aisselle des primordiums et ébauches foliaires successifs, que les bourgeons axillaires naissent à partir de l'anneau initial.

Les cellules axillaires basales des secteurs de régénération (n—1) et (n—2) subissent très tôt le début de la différenciation caulinaire (futurs soubassements foliaires), dès la surrection de 10 à 15 μ de hauteur du primordium. Cette différenciation se manifeste par la présence de nucléoles plus petits et de petits plastes (pl. XV, fig. 1, *za*). Nous l'avons déjà remarquée pour les fixations de Brachet.

Lors de la parenchymatisation ventrale des ébauches foliaires suivantes (n—3), (n—4), ces zones axillaires basales des secteurs de repos relatifs correspondants continuent à se différencier graduellement, mais *moins vite* que les segments foliaires adjacents (pl. XV, fig. 2, *za*). Les nucléoles n'atteignent plus guère que 1 à 1,5 μ de diamètre. Certains

chondriosomes se renflent en plastes un peu plus gros. Cependant, les vacuoles augmentent très peu de volume.

A partir du nœud (n—5), mais plus tôt dans les apex plus petits, à partir de (n—4) ou même (n—3), les cellules de l'anneau initial commencent à subir la parenchymatisation corticale (mpc) en respectant la zone axillaire basale précédente (pl. XV, fig. 3, za). Cette dernière s'individualise ainsi en un *initium gemmaire* (ig) qui présente alors des phénomènes de dédifférenciation assez lents, ou simplement un retard à la différenciation : grossissement des nucléoles, passant de 1,5 à 2 μ de diamètre, régression ou maintien de petits plastes allongés. En coupe transversale, un bourgeon axillaire se caractérise ainsi à son début par des cellules longues et aplaties dans le sens transversal, mais à nucléoles déjà plus gros.

A l'aisselle du nœud (n—8), les cellules et leurs noyaux grossissent un peu, et la dédifférenciation gagne quelques cellules voisines du parenchyme foliaire ventral (pl. XV, fig. 4). Le bourgeon présente alors un pôle méristématique comme lors du bourgeonnement pétiolaire (pl. XV, fig. 4, ca).

Mais à partir du nœud (n—9) ou (n—10), le bourgeon axillaire avorte généralement chez le *D. intermedia*, ou bien il a une évolution lente à la fin de la saison : un ou deux bourgeons arrivent à se développer en bourgeons d'hiver.

Chez le *D. rotundifolia* qui a un échelonnement moins grand d'ébauches, la dédifférenciation du bourgeon axillaire commence déjà à l'aisselle de (n—3).

Discussion. — L'origine des bourgeons axillaires est encore très discutée. Selon les uns (GEBEL; LOUIS, 1935; MILLER et WETMORE, 1946; GIFFORD, 1951; BERSILLON, 1958), les bourgeons axillaires proviendraient de cellules méristématiques détachées du point végétatif principal. Pour d'autres (KOCH, 1893; MAJUMDAR, 1942; BUVAT, 1952), ils seraient formés à partir de cellules différenciées (néoformations). Toutefois, selon BUVAT, ces deux origines différentes doivent exister chez les plantes suivant les espèces. Chez le *Cheiranthus* que cet auteur a étudié, bien que les bourgeons axillaires soient de développement assez précoce, il n'y a pas de continuité vraie entre ces bourgeons et le méristème apical.

Chez le *Drosera*, la genèse des bourgeons axillaires végétatifs se fait à partir des cellules les moins méristématiques de l'anneau initial, et qui ne subissent donc pas la parenchymatisation des segments foliaires. Cette origine est conforme à la première thèse énoncée. Cette genèse est due à des phénomènes de dédifférenciation faisant suite à des phénomènes de différenciation apicale. Nous verrons plus loin la généralisation de ce fait.

VI. — RÉSULTATS

A. — ÉVOLUTION DU FONCTIONNEMENT APICAL
EN RAPPORT AVEC L'ACTIVITÉ DE L'ANNEAU INITIAL

L'évolution phyllotaxique des *Drosera* à l'intérieur de la Série de Fibonacci est concomitante à celle du fonctionnement apical et à celle de l'*anneau initial*. Ce dernier comporte certainement une *activité d'élargissement général* qui est plus manifeste dans les secteurs de repos relatifs. Cette activité aboutit à la *construction d'un plus grand nombre d'unités foliaires à la fois* — ou à sa transformation en une activité inflorescentielle.

L'activité de l'*anneau initial* se répartit alors sur un nombre croissant de secteurs avec l'âge du *Drosera* et les conditions favorables de milieu, ce qui entraîne également une extension du prodesmogène sur un plus grand nombre de segments foliaires, et favorise une évolution du système conducteur.

Au contraire, l'activité de la zone apicale axiale décroît, mais peu, par suite de l'activité d'élargissement de l'apex. Cependant, son activité décroît encore davantage dans les apex peu actifs où le méristème d'attente est plus grand, ce qui montre que les activités des deux zones, anneau initial et méristème d'attente, sont liées. Quant au méristème médullaire, il subit des variations parallèles à celles du méristème d'attente.

B. — THÉORIES PHYLLOTAXIQUES ET ÉVOLUTION
DU FONCTIONNEMENT APICAL DES *DROSERAS*

1° *La théorie des hélices foliaires multiples*. — Lors de l'étude de variations phyllotaxiques de Gymnospermes dans la même Série principale, CAMEFORT (1956) ne voit dans leur anneau initial que des modifications insignifiantes en rapport seulement avec la taille du méristème médullaire : écartement des unités foliaires sans changement du cycle foliaire (fig. 99); ce qui, joint à l'expérimentation sur le passage à d'autres systèmes phyllotaxiques, lui permet de conclure au maintien du nombre de centres générateurs de feuilles et même d'abandonner le critère de contiguïté des hélices foliaires. Chez le *Drosera*, des modifications très importantes de l'anneau initial concernent son activité accrue et la répartition de cette dernière sur un nombre plus grand de secteurs morphogènes d'initiation et de régénération, correspondant à l'accélération du rythme plastochronique. Cette accélération a été déjà observée par

Miss ESAU (1942) sur d'autres plantes. Il nous semble impossible de ne pas tenir compte de l'activité de l'anneau initial sur laquelle repose la théorie des hélices foliaires multiples et des centres générateurs de feuilles pour interpréter les variations phyllotaxiques envisagées. L'activité principale étant répartie sur une unité foliaire de plus, il nous semble plus vraisemblable de conclure à une augmentation du nombre d'hélices foliaires, ce nombre variant d'ailleurs selon la même Série principale. Mais la vérification expérimentale ne nous a pas été possible. Dans ce cas, le critère de contiguïté est maintenu (même sans doute pour des contacts parastiques d'ordre plus élevé que $2+3+5$).

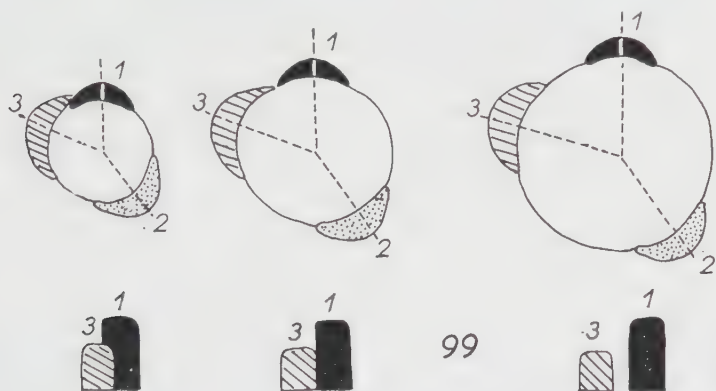


FIG. 99. — Schéma (d'après CAMEFORT, 1956) montrant comment 2 primordiums (1 et 3), qui ont la même position relative, sont contigus par chevauchement lorsque le point végétatif est de petite taille (à gauche); contigus par juxtaposition lorsque le diamètre du point végétatif est plus grand (au milieu), non contigus quand le point végétatif est de grande dimension (à droite).

Quant au critère de continuité méristématique des hélices foliaires de la théorie de PLANTEFOL, il ne semble pas pouvoir s'appliquer, à première vue, à tous les stades évolutifs du *Drosera*. Au stade juvénile, la différenciation trop rapide ne permet pas la réalisation de contacts méristématiques entre un soubassement foliaire et une unité foliaire contigus. Ce contact méristématique peut être précaire même au stade adulte, les rapports entre les feuilles étant moins nets que pour d'autres plantes. Mais on peut supposer que les influences apicales s'exercent quand même. Elles pourraient le faire grâce à des hélices foliaires marquant la *progression des secteurs morphogènes* vers les unités supérieures contiguës. En effet, l'activité d'initiation puis de régénération, bien que s'irradiant dans plusieurs directions, finit par être remplacée par une activité prépondérante dans le sens de progression des hélices foliaires, c'est-à-dire celles qui réalisent le premier rapprochement possible. De sorte que le sens de progression des hélices foliaires semble déterminé par la *réalisation du plus grand espace disponible*, d'un seul côté du primordium, comme l'a déjà montré

BUVAT (1955 c). Ce raisonnement ne pourrait pas s'appliquer dans le cas d'initiations foliaires simultanées (LOISEAU, 1959) chez l'*Impatiens roylei*, par exemple, où le même espace disponible se réalise en même temps des deux côtés du primordium. Le sens de progression des hélices foliaires se modifierait ainsi chez le *Drosera* avec les variations du nombre de secteurs morphogènes, en même temps que celui des hélices foliaires.

L'évolution plus ou moins graduelle pourrait s'expliquer par l'existence d'une activité générale d'élargissement apical et la possibilité de son intensification plus ou moins brusque. D'où la réalisation d'espaces disponibles assez importants (secteurs de repos relatifs) entraînant la naissance d'une feuille nouvelle (ou de plusieurs feuilles), avant la fin de la régénération d'une autre (ou de plusieurs autres), à sa proximité. Il y aurait alors création d'un (ou de plusieurs) centre générateur de feuilles qui pourrait provenir d'ailleurs, du dédoublement d'un autre (feuilles doubles).

Examinons brièvement si les autres principales théories phyllotaxiques peuvent rendre compte des variations graduelles observées.

2° *La théorie du plus grand espace disponible* de M. et R. SNOW (1947) pourrait expliquer l'accélération du rythme plastochronique par des variations du plus grand espace disponible, dues à des modifications de forme des feuilles plus âgées dont les cornes foliaires se développent moins. Elle ne peut expliquer toutefois, pas plus que la précédente, l'origine de la modification des cornes foliaires. Peut-être est-elle due à la croissance propre du point végétatif et à la réalisation du plus grand espace disponible avant le plein développement des cornes foliaires. CAMEFORT n'envisage pas ces variations de l'espace disponible par suite de la constance de la divergence des feuilles.

3° *La théorie des centres d'organisation* (SCHOUTE, 1913), ou celle des *centres de croissance* (WARDLAW, 1950), attribue non seulement à chaque feuille, mais également aux cellules apicales axiales, la propriété d'un centre d'organisation qui entretiendrait un champ physiologique ou émettrait une substance inhibitrice dans laquelle l'organogénèse serait suspendue. Nous avons vu comment les cellules apicales axiales perdent de plus en plus leur pouvoir de prolifération; il est donc difficile de leur attribuer les propriétés ordinaires d'un centre de croissance. D'autre part, les secteurs de régénération semblent devenir assez rapidement des centres de prolifération indépendants des primordiums foliaires. Les feuilles nouvelles s'établissent bien en dehors des secteurs d'initiation et de régénération, et c'est à ces derniers et non au primordium qu'il serait plus juste d'attribuer l'exercice d'un champ physiologique inhibiteur.

Ces théories, quoique fondées, n'expliquent pas entièrement l'évolution phyllotaxique de l'apex du *Drosera* en même temps que l'évolution du fonctionnement apical.

VII. — RÉSUMÉ

Des territoires différents par leur activité apparaissent avec l'extension progressive de l'apex juvénile qui est *d'abord homogène*. Les phénomènes d'organogénèse foliaire, de régénération et d'accroissement général de l'apex s'éloignent de la zone apicale axiale qui devient moins active, et créent *une zonation* qui s'accroît par la suite. L'activité de la zone latérale ou *anneau initial* qui s'accroît se répartit sur un nombre croissant d'unités foliaires avec l'âge. Le déplacement de cette activité pourrait définir un nombre croissant d'hélices foliaires.

CHAPITRE VI

ONTOGÉNÈSE DE LA FLEUR ET DE L'INFLORESCENCE

Chez le *Drosera*, le *méristème floral* provient d'un *méristème inflorescentiel*. Son étude exige au préalable celle de l'*inflorescence*, « cette partie du végétal qui ne porte que des axes florifères » (RÆPER, 1826) (1).

I. — HISTORIQUE

L'analyse de l'organisation des inflorescences et des fleurs comprend *trois étapes essentielles* :

A. — L'ÉTAPE DE LA MORPHOLOGIE EXTERNE COMPARÉE

Pendant longtemps, l'étude des fleurs et des inflorescences, adultes ou même jeunes, n'a été basée que sur la morphologie externe. Depuis LINNÉ (1751), elle a été et reste encore

(1) Cette définition met bien en évidence l'analogie entre la fleur et les groupes floraux dans les inflorescences.

souvent *descriptive* et *spéculative*. C'est de GÆTHER (1790) que nous vient cette idée toujours très répandue que la fleur n'est qu'un rameau feuillé modifié, les pièces florales provenant de la transformation des feuilles. Avec DE CANDOLLE (1813, 1827), naît la *classification moderne des inflorescences* « *définies* » ou à fleur terminale, et « *indéfinies* » ou à fleurs axillaires, termes impropres puisque parmi les inflorescences « *définies* » sont classées les *cymes* dont la croissance peut être indéfinie. Pourtant, on retrouve ces termes encore dans bien des ouvrages de Botanique. Pour ces cymes, l'idée d'*axe sympodial* est apportée par SCHIMPER et BRAUN (1835) et par les frères BRAVAIS (1837 b). Ces derniers introduisent en même temps des *notions de phyllotaxie* qu'ils appliquent aux inflorescences, et créent la *terminologie moderne*. Ils sont les premiers à tenir compte du *développement acropète ou basipète des bourgeons latéraux* dans la définition des cymes ascendantes et descendantes (fig. 100), de même que dans celle des grappes. Pour eux, les cymes multipares peuvent se transformer soit en épis (axe principal à fleurs latérales), soit en cymes bipares ou unipares, par avortement des bourgeons (défavorisés) supérieurs ou inférieurs, suivant les cas. WYDLER (1851) reprend l'étude des cymes à laquelle il apporte de très nombreuses observations d'espèces. Pour lui, ces inflorescences sont essentiellement « *dichotomes* ». Il est important de noter que pour tous ces auteurs, la dichotomie n'était qu'une *expression de morphologie externe* pour désigner la biramification d'un axe floral et n'avait rien à voir avec le sens que lui apporte SACHS : le partage de l'apex en deux, point de départ d'axes nouveaux.

B. — LE DÉBUT DE L'ORGANOGENIE

1° Organogénie de la fleur. — Le développement des jeunes organes floraux est étudié avant celui des axes floraux et avant le mode de partage des apex inflorescentiels. PAYER (1857), dans son « *Traité d'organogénie de la fleur* », donne de nombreux dessins, et souvent les premiers, illustrant ce développement dans les principales familles de Phanérogames. Son étude a une valeur surtout descriptive. Toutefois, étudiant le mode de formation du pistil, et se fondant sur l'ordre d'apparition des ovules, PAYER n'en tire pas moins une *théorie sur la différence de nature des placentas et des valves* : nature axiale pour les premiers, foliaire (carpellaire) pour les secondes.

VAN TIEGHEM (1871) montre, en se servant de l'étude même de PAYER, que les placentas n'ont pas toujours une nature axiale. Cependant, chez les Papavéracées à placentation pariétale, il modifie quelque peu la notion de carpelle en séparant les placentas ou carpelles fertiles des valves ou carpelles stériles (fig. 101 a et b). Ainsi naquit la *théorie du polymorphisme carpellaire*.

2° *La théorie des histogènes* d'HANSTEIN (1870) fut appliquée aux apex floraux ou inflorescentiels qu'on ne distinguait pas de ceux des tiges feuillées, par suite de l'acceptation de l'idée de GÆTHER. On étudie de plus l'origine des pièces florales ou des fleurs axillaires en se basant uniquement sur la direction des membranes. Elles proviendraient généralement de cloisonnements périclinales de l'assise sous-dermatogénique (HAENLEIN, 1875; WARMING, 1876, etc.), de même que les sacs polliniques ou les ovules.

3° *Organogénie des inflorescences.* — A la différence des auteurs qui le précèdent, SACHS (1868-1874) considère les ramifications d'axes, qu'ils soient végétatifs ou inflorescentiels, d'après leur mode de développement. Il divise alors les inflorescences en *monopodiques* ou *grappes* et en *sympodiques* ou *cymes*. Mais il admet l'existence de *dichotomies*, surtout chez les Borraginacées (fig. 102 c). EICHLER (1875) nie l'existence de ces dernières qui ne seraient dues qu'à la naissance de bourgeons axillaires précoces sur l'axe floral. Avec ces auteurs, on commence donc à se préoccuper davantage des formes jeunes et un peu d'ontogénie, celle-ci restant *assez rudimentaire et trop théorique* (dessins schématiques).

GÆBEL (1882), grâce à des observations portant sur des apex de végétaux très divers, fait état de la symétrie *dorso-ventrale* en plus de la *symétrie radiale* introduite par la théorie de la spirale génératrice, tant pour les feuilles que pour les rameaux, et l'applique aux inflorescences. Certaines inflorescences classées parmi les cymes ne seraient que des *grappes à symétrie dorso-ventrale* (inflorescences monopodiques) ne portant des fleurs que d'un seul côté, ou portant des fleurs d'un côté et des feuilles ou bractées de l'autre (Borraginacées, etc.). Toutefois, plus tard, des considérations d'anatomie comparée et de phylogénie s'ajoutant aux observations morphologiques de ces inflorescences particulières ou « borragoïdes », GÆBEL (1931) rattache ces dernières aux cymes « dont la croissance sympodiale passe à la croissance monopodiale ». Il avait déjà dit : « le sympodium n'est pas de provenance tardive, mais congénitale » (1902).

D'autre part, dans des études qu'il veut concrètes sur les inflorescences composées de Graminées (1884) et des Campanulacées (1931), GÆBEL montre qu'il n'y a pas de limites tranchées entre les différents types d'inflorescences quant à leur mode de développement. Selon lui, il existe des inflorescences en cymes (cymöse Infloreszenzen) soumises à une condition « *akroton* », dont la formation des fleurs est plus rapide (gefördert) au sommet, et des inflorescences en grappes (racemöse Infloreszenzen), soumises à une condition « *basiton* », dont la formation des fleurs est hâtée à la base, le passage de l'un à l'autre type étant possible sur une même inflorescence. Les notions de condition « *akroton* » ou « *basiton* » ne sont pas assez nettement définies par

des phénomènes ontogéniques ou physiologiques. Ces notions nous semblent assez proches de l'ordre descendant ou ascendant du développement des bourgeons invoqué par les frères BRAVAIS. D'après ces derniers, les deux ordres existeraient à la fois chez les deux types d'inflorescences en cymes ou en grappes, de types simples.

Si les interprétations de GÆBEL sont discutables, il a au moins le mérite d'avoir souligné la nécessité de connaître *le développement réel des inflorescences* pour les interpréter et ne pas baser la connaissance des inflorescences uniquement sur des considérations de morphologie comparée ou de conceptions phylogéniques.

4° *Considérations phylogéniques.* — Les conceptions phylogéniques ont été et restent encore *presque entièrement fondées sur des études purement spéculatives*. Nous ne savons rien sur les types les plus primitifs des Angiospermes ni sur les types intermédiaires entre les Angiospermes, les Gymnospermes ou les Ptéridophytes (WARDLAW, 1952). Nombre d'auteurs se basent pourtant sur ces spéculations pour établir des relations entre les feuilles et les pièces florales, ou entre les différents types d'inflorescences révélés par la morphologie com-

FIG. 100. — Schémas d'interprétation, selon BRAVAIS, d'une cyme ascendante (*a*) ou descendante (*d*), dont les bourgeons latéraux ont un développement acropète ou basipète.

FIG. 101. — Schémas d'interprétation du pistil à plancentration pariétale. **a**) Carpelles fertile *cf*, et stérile *cs*, selon VAN TIEGHEM. **b**) Carpelle classique (*c*).

FIG. 102. — Classification des inflorescences suivant leur mode de ramification, selon SACHS. *a*) Monopodique; *b*) sympodique; *c*) dichotomique.

FIG. 103. — Méristème floral de *Ranunculus sceleratus*; *m*, manchon méristématique; *mp*, massif parenchymateux (selon GRÉGOIRE).

FIG. 104. — Sommet du capitule d'une Composée (d'après LAWALREE). *t*, tunica; *c*, corpus; *pfl*, primordium floral; *m*, manchon méristématique; *mp*, massif parenchymateux.

FIG. 105. — Interprétation de la croissance inflorescentielle en grappe d'*Arabidopsis* (d'après VAUGHAN et JONES). *zci*, zone centrale initiatrice; *mj*, méristème de flanc; *mm*, méristème médullaire.

FIG. 106. — Transformation de l'apex végétatif (*a*) en apex floral (*b*), d'après PLANTEFOL (1948). *ai*, anneau initial; *c*, corpus; *t*, tunica; *ms*, méristème reproducteur.

FIG. 107. — Schéma d'interprétation de la zonation d'une inflorescence en grappe du *Cleome spinosa* (d'après MOUSTAPHA HADJ-MOUSTAPHA). *za*, zone apicale moins active; *aii*, anneau initial inflorescentiel; *mm*, méristème médullaire; *fl*, fleur; *br*, bractée.

FIG. 108. — Mode de formation basipète de bourgeons apicaux inflorescentiels de *Myosotis alpestris*. *b_n*, *b_{n-1}*, ... *b_{n-5}*, axillaires des bractées (*n*), (*n-1*), ... (*n-5*); *fl*, fleur terminale; *z_n*, région intercalaire entre *fl* et *b_n*; *m*, *mp*, comme précédemment.

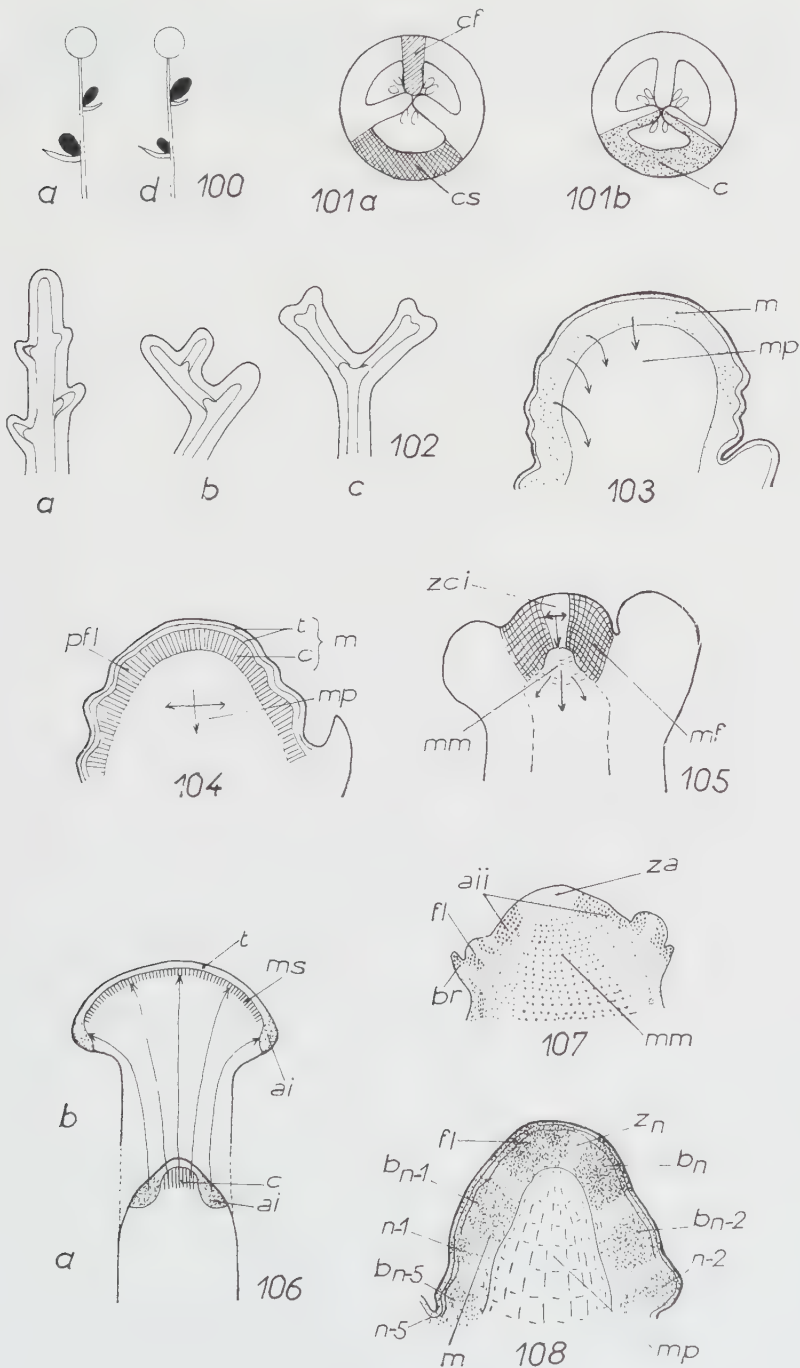


FIG. 100 à 108.

parée des familles de plantes actuelles, même sans presque rien connaître des relations entre les familles des plantes. Et pourtant, par *réduction* du nombre de fleurs et *condensation* de rameaux, *nous pouvons obtenir le même type à partir d'une origine différente* (RICKET, 1944).

C. — LES ÉTUDES ONTOGÉNIQUES ACTUELLES (pièces florales, fleurs, inflorescences).

Penchés depuis longtemps sur le méristème apical de la tige, les anatomistes ne se sont préoccupés vraiment de celui de la fleur et de l'inflorescence que bien tardivement quand fut soulevée une polémique sur l'origine de la fleur et en particulier du pistil.

1° Les deux zones cyto-histologiques de Grégoire. — GRÉGOIRE (1935-1938) s'élève contre l'idée de GÆTHER sur l'origine végétative de la fleur en s'appuyant sur des études histologiques de l'ontogénèse des pièces florales. Il établit que le méristème floral ou inflorescentiel d'un grand nombre d'Angiospermes est formé par une fine couche superficielle de cellules méristématiques, le « *manchon méristématique* » (*m*), coiffant un « *massif parenchymateux* » (*mp*) de cellules centrales fortement vacuolisées, qui dérive de l'activité péricleine des assises internes du manchon (fig. 103). Seul le « manchon » initie les pièces florales ou les fleurs; il est donc à lui seul le méristème sporogène. Celui-ci et le méristème végétatif ne peuvent être que de constitution différente, car le *manchon méristématique* et le *massif parenchymateux* ne sont pas, respectivement, homologues de la *tunica* et du *corpus* du point végétatif. Le méristème floral est soit une production autonome, soit une production latérale du point végétatif, mais ne résulte pas de la transformation de ce dernier, même dans le cas d'une fleur terminale. Cependant, GRÉGOIRE n'a pas pu prouver cette dernière « évidence », n'ayant pas pu suivre dès l'origine la formation de la fleur terminale.

Malgré l'ampleur et la précision des travaux de GRÉGOIRE, beaucoup de ses assertions se sont révélées inexactes.

2° Persistance de la « tunica » et du « corpus » dans les méristèmes reproducteurs. — La structure histologique des méristèmes floraux, sinon leur zonation cytologique, s'est trouvée comparable à celle des points végétatifs. Le « manchon méristématique », souvent appelé « manteau méristématique », est constitué, d'après de nombreux chercheurs, d'une *tunica* et d'un *corpus*, le massif parenchymateux étant l'homologue d'un *parenchyme médullaire*. Parmi ces chercheurs, NEWMAN (1936) montre que l'initiation des pièces florales est due, comme pour les feuilles, aux divisions péricleines de la deuxième assise tunicale. Mais SATINA et BLAKESLEE (1941-1943), lors d'études de chi-

mères périclinales chez *Datura stramonium*, démontrent que les étamines et les carpelles ont une origine plus profonde (3^e assise). REEVE (1943) sur *Garrya*, MILLER et WETMORE (1946) sur *Phlox* et BOKE (1947) sur *Vinca* trouvent la même structure apicale, qu'elle soit florale ou végétative.

Il en est de même des *méristèmes inflorescentiels* qui proviennent en général, contrairement aux idées de GRÉGOIRE, de la transformation du point végétatif. C'est le cas de Composées (*Bellis perennis*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Galinsoga parviflora*, *Arnoseris minima*) étudiées par LAWALREE (1948). La *tunica* initie les bractées, le *corpus* initie les protubérances florales (fig. 104).

Nous verrons que non seulement le méristème floral terminal, tout comme les méristèmes inflorescentiels, provient généralement de la transformation du point végétatif, mais également que la *zonation cytologique* de GRÉGOIRE ne s'établit pas toujours dans les méristèmes reproducteurs comme chez les Composées.

3° Evolution des zonations apicales. — a. — LES PARTISANS DE L'INITIATION APICALE AXIALE VÉGÉTATIVE attribuent généralement la présence ou l'absence du « manchon » de GRÉGOIRE des méristèmes reproducteurs à leur mode de croissance. Ils suivent les transformations des trois zones cyto-histologiques, toutefois d'une manière peu approfondie (pas d'étude de mitoses ni d'étude cytologique conséquentes). Pour PHILIPSON, qui étudie diverses inflorescences, capitules, cymes bipares, etc. (*Bellis perennis*, 1946; *Succisa pratensis* et *Dipsacus fullonum*, 1947 a; *Valeriana officinalis*, 1947 b; *Hieracium borealis*, 1948 a et *Lobelia dortmanna*, 1948 b), le passage de l'état végétatif à l'état inflorescentiel se fait par extension du « méristème de flanc » vers la base de l'apex et vers la « zone centrale initiatrice », qu'il finit par envahir complètement pour donner le « manchon » de GRÉGOIRE. A la croissance en longueur, succède une croissance harmonisée en largeur et en hauteur, d'où le changement de forme du *corpus*. Pour RAUH et REZNICK (1953), les inflorescences en capitules de *Jasione perennis*, *Zinnia Haageana* et *Z. elegans* auraient une certaine croissance en hauteur assurée par une activité supplémentaire de la partie axiale du *corpus* qui déforme quelque peu le « manchon méristématique ». Ce dernier assurerait leur croissance en largeur. Ces capitules seraient des *grappes particulières à croissance transversale*.

L'étude des *grappes simples à croissance longitudinale* en serait une autre confirmation. Elle a été abordée par VAUGHAN et JONES (1953) sur les Crucifères (*Arabidopsis thaliana*, *Capsella*, *Iberis*). Ces méristèmes inflorescentiels conservent la même *zonation* (zone centrale initiatrice [*zci*], méristème de flanc [*mf*]), méristème médullaire [*mm*]) que les points végétatifs dont ils sont issus. Ils ne possèdent pas de manchon méristématique, mais un « méristème de flanc » plus vaste et plus actif (fig. 105).

b. — LES PARTISANS DE L'ANNEAU INITIAL mettent mieux en évidence le mode de transformation des méristèmes.

Dans l' « Ontogénie de la fleur », PLANTEFOL (1948), étudiant le développement des sépales et des pétales de Rosier et de Pivoine, montre que l'anneau initial paraît s'épuiser tandis que les règles de contiguïté de ces productions florales disparaissent (fig. 106). Les pièces florales fertiles sont édifiées d'une autre manière que les feuilles.

BUVAT (1952) précise l'interprétation de PLANTEFOL lors de recherches sur le *Myosurus minimus* et le *Lupinus albus*. Il est le premier à étudier le passage d'un point végétatif à l'état de fleur terminale. Grâce à des études cytologiques poussées des étapes intermédiaires, il montre que lors du passage à l'état floral ou inflorescentiel, *l'activité cellulaire qui augmente se déplace de l'anneau initial au « méristème d'attente » jusqu'alors inactif*. L'appellation de ce dernier se trouve ainsi justifiée. Organisé en « manchon méristématique », il participe cette fois directement à l'élaboration d'organes, les pièces florales fertiles (fig. 57).

Les études de BERSILLON (1955 b) sur les fleurs terminales des Papavéracées, de M^{me} LANCE (1958) sur les inflorescences en capitules, et de M^{lle} POUX (1960) sur les épis de Blé où un matériel très important est mis en place, confirment ces résultats. L'organisation et le fonctionnement des apex végétatifs ou reproducteurs sont, dans ces cas, *foncièrement différents*.

Pour les inflorescences en *grappes sans fleur terminale*, la zonation reste la même qu'au point végétatif. L'anneau initial s'active davantage en devenant un *anneau initial inflorescentiel* produisant des bractées et des fleurs axillaires, comme l'ont montré MOUSTAPHA HADJ-MOUSTAPHA (1957) sur le *Cleome spinosa* (fig. 107), BERSILLON sur l'*Ænothera biennis* (1957) et le *Reseda lutea* (1958) et, tout récemment, VESCOVI (1962) sur le *Spartium junceum*.

Les *grappes à fleur terminale* semblent être des cas intermédiaires entre ces deux types. Chez l'*Agrimonia eupatoria* (R. PHELOUZAT, 1957), l'inflorescence terminale comprend un anneau initial inflorescentiel continuant l'anneau initial végétatif, et un méristème d'attente qui s'active lors de la formation de la fleur terminale. Chez le *Nicotiana tabacum* (M^{lle} BONNAND, 1959), le méristème d'attente s'active plus vite et participe, avec l'anneau latéral resté plus actif, à l'élaboration de bourgeons inflorescentiels latéraux. L'interprétation de RONDET et de M^{me} LANCE (1957) est différente quant à l'inflorescence de *Beta vulgaris* qu'ils nomment « tige florifère ». Pour eux, l'anneau initial ne s'active pas lors du passage inflorescentiel mais disparaît, remplacé par le fonctionnement du méristème d'attente devenu plus actif et organogène à la base, ce fonctionnement n'étant pas plastochronique.

La *cyme scorpioïde multiple* du *Myosotis des Alpes* (FAVARD, 1960) se rapproche certainement de la grappe à fleur terminale de *Nicotiana tabacum*, ou de *Beta vulgaris* quant à l'activité du méristème d'attente. Mais elle en diffère par le *mode basipète* de formation des bourgeons

inflorescentiels latéraux (fig. 108). Cette étude nous a permis de montrer sur un même apex le mode de développement de bourgeons axillaires apicaux de plus en plus précoces aboutissant au mode « borragoïde » de formation florale, conformément à la conception d'EICHLER.

4° *Le cas de Drosera.* — Nous aurons à affronter les mêmes problèmes non encore résolus au point de vue ontogénique, lors de notre étude des inflorescences de *Drosera* : origine de la fleur terminale, des bourgeons axillaires précoces, développement acropète ou basipète des bourgeons.

Il n'existe en effet que des indications morphologiques sur les inflorescences de *Drosera* (voir plus loin) et une étude organogénique de la fleur du *D. rotundifolia* (PAYER, 1857) dont nous nous servirons.

II. — MÉTHODES ET TECHNIQUES PARTICULIÈRES

L'orientation des coupes est particulièrement délicate pour les jeunes inflorescences de *Drosera*. Il s'agit de repérer à la loupe binoculaire la dernière bractée et la dernière protubérance florale opposée qui présentent un plan de symétrie en gros orthogonal aux deux avant-dernières productions semblables du méristème inflorescentiel, mais qui sont souvent déplacées par suite de la torsion de l'axe sympodial.

Malgré les précautions prises, il a fallu travailler le plus souvent sur des *coupes plus ou moins obliques*. Mais l'étude des *coupes sérieées* nous a permis de *reconstituer* les méristèmes apicaux et les jeunes organes. La progression de la différenciation liée au développement de ces derniers nous a permis d'avoir *l'ordre de leur succession dans le temps*.

L'activité du méristème inflorescentiel est étudiée comme celle du point végétatif : étude de la fréquence des mitoses, secondée par une étude cytologique. *Mais nous avons une réserve à faire sur cette dernière à propos de l'état du chondriome après fixation par le Regaud.* Très peu chromophile, ce chondriome est difficile à différencier et se présente sous une forme très fragmentée. Quelques échantillons, au contraire, ont un chondriome plus chromophile, mais filamenteux, quoique fin. Les formes fragmentées s'accompagnant d'une chromophilie exagérée du cytoplasme et souvent de rétractions cellulaires nous ont paru douteuses, bien que les formes granuleuses soient en général assez fréquentes dans les méristèmes reproducteurs. D'autre part, les formes allongées du chondriome peuvent provenir de conditions défavorables de culture (grosses chaleurs). Nous avons choisi les fixations où le système vacuolaire paraît le plus conforme à nos observations vitales.

III. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT REPRODUCTEUR DES « DROSERA »

L'étude morphologique des inflorescences et des fleurs facilitera l'étude ontogénique, tandis que cette dernière nous aidera à interpréter les dispositions organographiques.

A. — ANTHOCLADES SYMPODIQUES

La figure 109 a donne le schéma du développement des *Drosera* pendant plusieurs années. Dans la deuxième année, le point végétatif se transforme en une inflorescence terminale i_1 (fig. 109 b), comme nous le montre l'étude ontogénique. A l'aisselle de la dernière feuille se forme un point végétatif v_2 . La troisième année, v_2 se transforme à son tour en une inflorescence terminale i_2 . Comme précédemment, un point végétatif v_3 se développe à partir d'un bourgeon tertiaire. Souvent, la même année, il se transforme en une inflorescence i_3 , parfois double (fig. 109 c). Il peut se former jusqu'à trois inflorescences successives (fig. 109 d). Il arrive que deux bourgeons quaternaires se développent à l'aisselle des deux dernières feuilles, le bourgeon supérieur v_4 étant plus important que v_4' . Au cours de la quatrième ou de la cinquième année, v_4 donne une inflorescence plus complexe i_4 , à nombreuses ramifications, mais aucun bourgeon axillaire ne se développe à l'aisselle des dernières feuilles : il s'est transformé probablement en l'un des rameaux i_5 de l'inflorescence complexe (fig. 109 e). Le développement de la plante se termine ici. Quant au bourgeon v_4' , il se trouve isolé de v_4 par la décomposition des parties inférieures de la plante. Il se termine par une inflorescence i_4' . A l'aisselle peut se former directement une autre inflorescence terminale i_5' , sans passage par l'état végétatif. Mais à l'aisselle de la première feuille-bractée se développe encore un bourgeon v_6 qui prolonge la vie de la plante. De rares bourgeons axillaires inférieurs tel que v_2 ont également une vie indépendante à la suite de la décomposition de la base des tiges.

De telles ramifications d'axes, tantôt végétatifs, tantôt inflorescentiels forment ce que GEBEL (1931) a appelé une anthoclade. Chez *Drosera*, ces ramifications cymoïdes unipares, parfois bipares, sont sympodiques comme chez le *Convallaria maialis* (HOLMAN, 1960).

B. — LES INFLORESCENCES TERMINALES

Elles ont déjà fait l'objet d'une note antérieure (FAVARD, 1958). L'étude faite sur le *D. intermedia* peut se rapporter au *D. rotundifolia*. Chez ce dernier, les bractées sont davantage déportées sur l'axe sympodial (fig. 111), et les fleurs successives ont un développement plus rapproché (fig. 110 b et c).

1° *Les cymes scorpioïdes simples.* — Une grande confusion règne dans les flores et même chez les auteurs quant à la désignation de l'inflorescence de *Drosera* : grappe, cyme hélicoïde, corymbosa, cyme

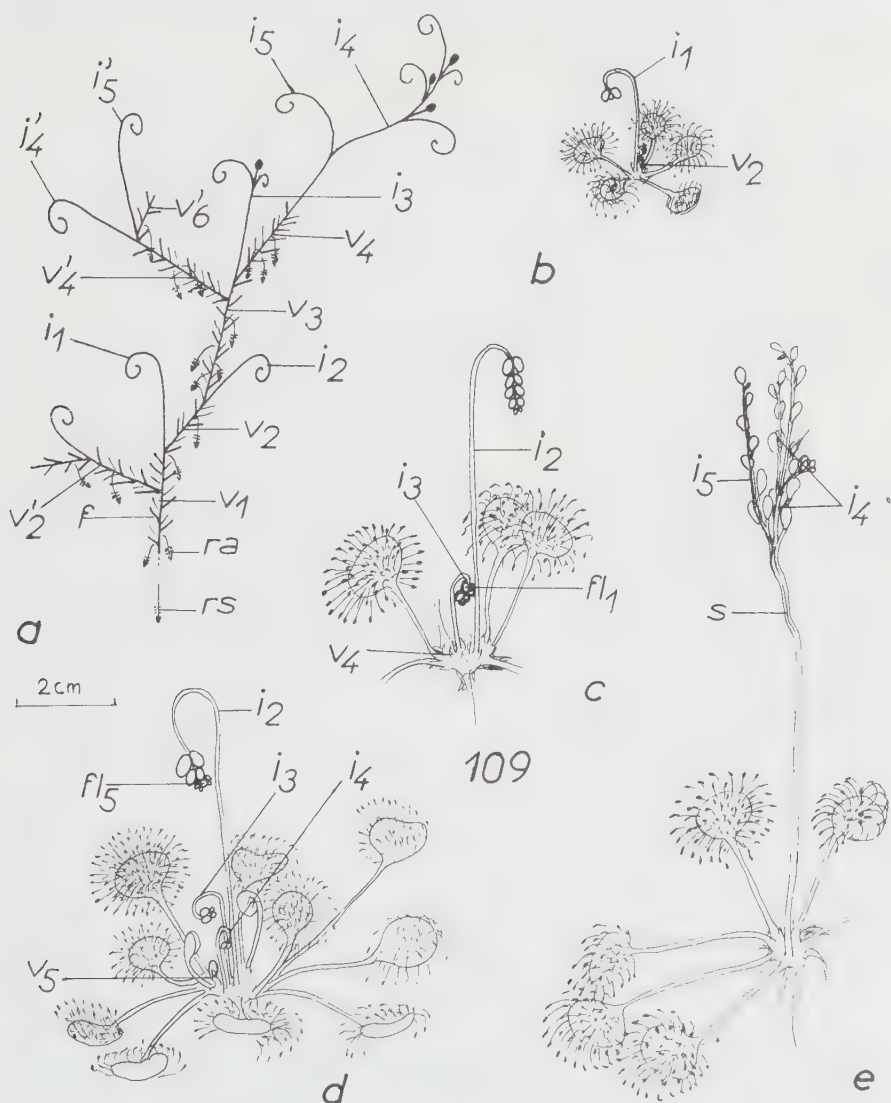


FIG. 109. — Développement d'une anthoclade sympodique chez le *D. rotundifolia* avec schéma : **a**) montrant des ramifications d'axes, tantôt végétatifs v_n , tantôt inflorescentiels i_n ; ra , racines adventives; rs , racine séminale. **b**) Inflorescence terminale simple i_1 d'une plante de deux ans avec son bourgeon axillaire végétatif v_2 . **c**) Deux inflorescences successives d'une plante de trois ans : i_2 , provenant de v_2 , est simple; i_3 , provenant de v_3 axillaire de i_2 , est double au niveau de la première fleur fl_1 . **d**) Trois inflorescences terminales successives : i_2 , double au niveau de fl_1 et i_3 , simples; v_5 , bourgeon axillaire de i_4 . **e**) Inflorescence complexe formée de la soudure (s) du pédoncule de l'inflorescence terminale i_4 à 3 ramifications, avec celui de son bourgeon axillaire i_5 , directement inflorescentiel (i_5 ne passe pas par le stade v_5). D'où absence de v_5 également.

scorpioïde. A ce propos, il faut signaler une erreur de texte dans l'ouvrage de SACHS (1874) qui place le *Drosera* dans les cymes scorpioïdes, mais donne des schémas qui ne correspondent pas au texte, les cymes scorpioïdes étant remplacées par les cymes hélicoïdes et

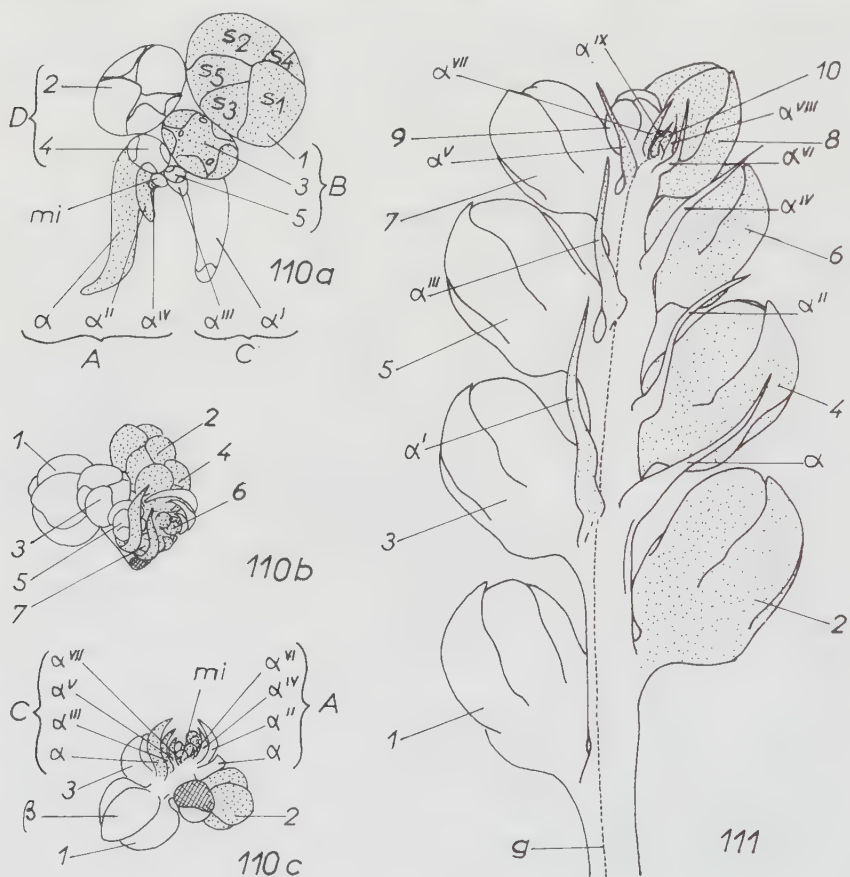


FIG. 110. — Disposition des bractées (α ..., α^{IV} et des fleurs (1..., 5) suivant 4 rangées A, B, C, D, dans les cymes unipares scorpioïdes jeunes du *D. intermedia* (a) et du *D. rotundifolia*. b) Vue par dessus. c) Vue par dessous, montrant les 2 rangées de bractées A et C; β , bractée supplémentaire sépaloïde stérile.

FIG. 111. — Alignement des bractées (α ..., α^{VIII}) et des axes floraux (1..., 10) suivant 4 génératrices telles que g de l'axe sympodial de l'inflorescence adulte du *D. rotundifolia*. Bractées très déportées sur l'axe sympodial.

vice versa. D'où probablement les erreurs plus graves de certains botanistes tels que ROUY et FOUCAULT (1897), BONNIER (1901) et d'autres, erreurs déjà signalées par GEBEL, mais qui persistent.

D'après la disposition des fleurs et des bractées, les inflorescences terminales simples de *Drosera* doivent certainement se placer parmi les cymes unipares scorpioïdes définies par BRAVAIS (1837). Au stade

jeune, les fleurs sont en effet disposées en deux rangées B et D distinctes de celles A et C des bractées (fig. 110 a). De plus, chaque protubérance florale telle que (5) naît opposée à une bractée (α^{IV}), alternativement dans deux plans orthogonaux, réservant chaque fois un bourgeon axillaire (mi) très précoce comme le montre l'étude ontogénique. L'axe inflorescentiel est donc *sympodial* (pseudothalle de BRAVAIS). L'axe

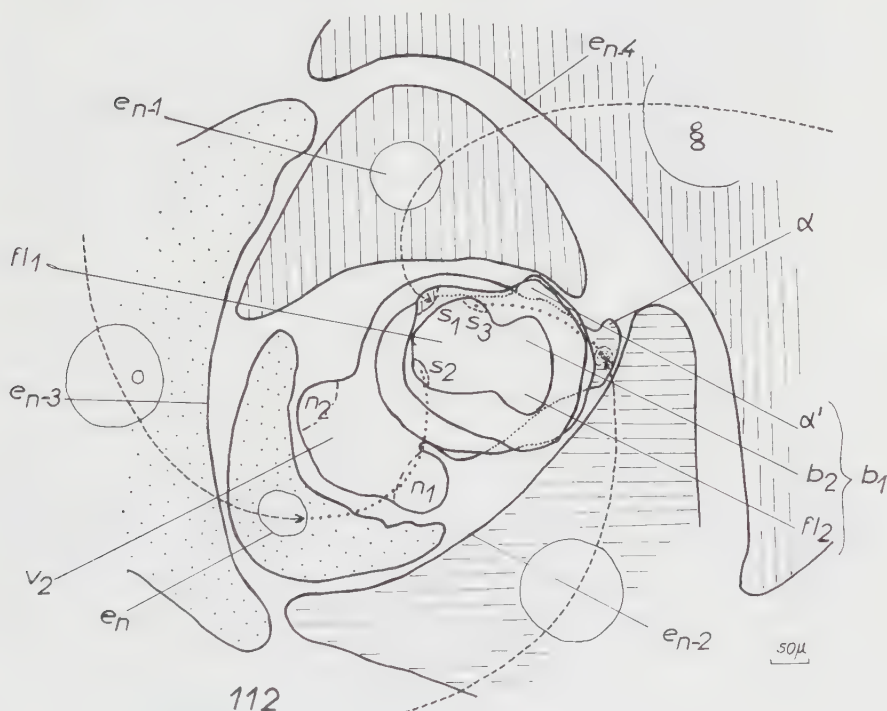


FIG. 112. — Inflorescence simple du *D. rotundifolia* : schéma tiré de 4 coupes transversales superposées. Contiguïté entre α et l'ébauche e_{n-2} , s_1 et e_{n-1} , mais non entre s_2 et e_n ou s_3 et α (bourgeons axillaires précoces végétatifs v_2 et inflorescentiel b_1 ; n_1 et n_2 , deux premières feuilles de v_2 ; fl_1 et fl_2 , les deux premières fleurs).

floral ne forme généralement pas de bractée avant les cinq sépales successifs. La disposition de ces derniers permet de tracer deux ou trois hélices sépalaires si ce n'est cinq, se prolongeant par des hélices pétalaires (fig. 132), deux fleurs consécutives étant généralement antidromes (hélices sépalaires de sens contraire). A l'état adulte, les bractées et les fleurs s'alignent sur quatre génératrices de l'axe sympodial (fig. 111, telle que g). Les cymes hélicoïdes désignent plus justement celles où la disposition des bractées est en hélice.

2° La disposition des premières bractées et des premiers sépales.

— La première protubérance florale fl_1 (fig. 124 c) se trouve séparée très tôt, avant l'initiation des sépales, de la dernière ébauche foliaire

e_n et de la première bractée z par des bourgeons axillaires, l'un végétatif, v_1 , l'autre inflorescentiel, b_1 . Ces deux bourgeons au dévelop-

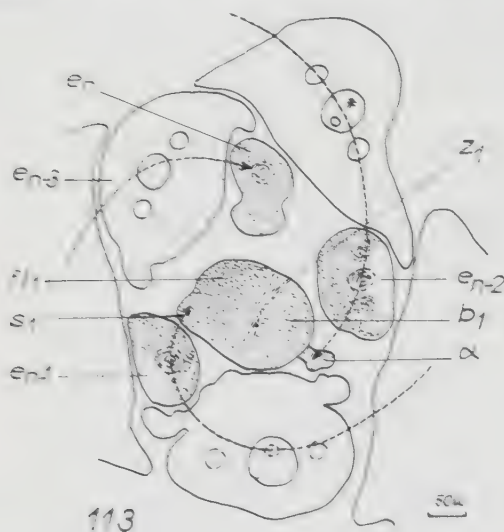


FIG. 113.

Coupe transversale d'une jeune inflorescence du *D. intermedia*. Position du sépale s_1 entre e_{n-1} et e_{n-2} , dans le prolongement d'une des trois hélices foliaires.

pement précocée empêchent toute contiguïté entre les sépales s_2 ou s_3 de fl. fig. 112 et les dernières productions de l'anneau initial. z et e_n qui terminent deux des trois hélices foliaires du *D. intermedia* ou du

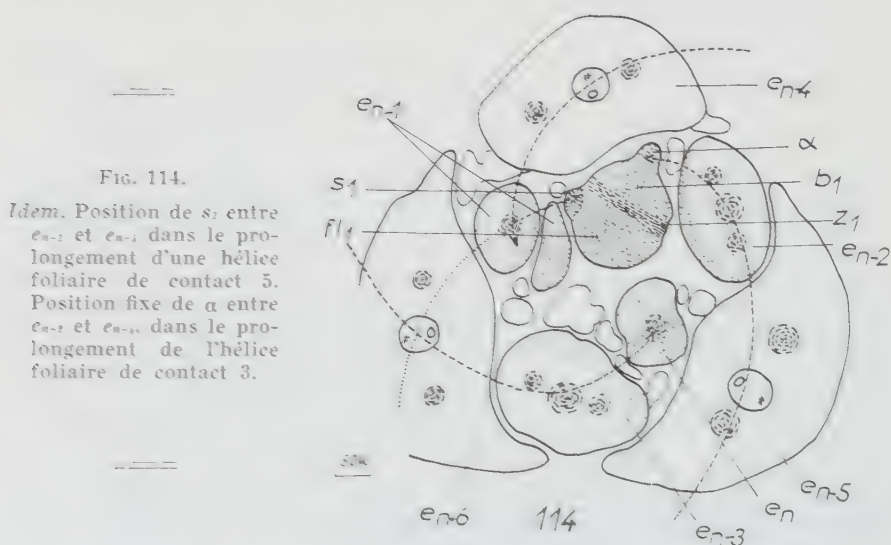


FIG. 114.

Idem. Position de s_1 entre e_{n-1} et e_{n-4} dans le prolongement d'une hélice foliaire de contact 5. Position fixe de α entre e_{n-2} et e_{n-4} , dans le prolongement de l'hélice foliaire de contact 3.

D. rotundifolia. Par contre, aucun bourgeon axillaire ne se forme ordinairement à l'aisselle de e_{n-1} , ou s'il y en a un, il est tardif. Seul s_1 apparaît ainsi chez le *D. intermedia*, en contiguïté avec l'ébauche

foliaire e_{n-1} , tantôt entre e_{n-1} et e_{n-3} (fig. 113), tantôt entre e_{n-1} et e_{n-4} (fig. 114), donc dans le prolongement de la troisième hélice foliaire de contact 3 ou d'une hélice foliaire nouvelle de contact 5. Cette *disposition variable de s_1* a été vérifiée également pour des stades plus avancés. La croissance de l'anneau initial au début du passage à l'état inflorescentiel (voir plus loin) est peut-être à l'origine de cette variabilité.

Dans l'inflorescence du *Ruta graveolens* (BERSILLON, 1956), le développement des bourgeons axillaires de l'axe floral terminal est plus tardif. Des liaisons de contiguïté peuvent être établies entre les hélices foliaires, les hélices bractéales et les hélices sépalaires.

Dans les cymes simples, la deuxième bractée α' est située soit du côté de e_{n-4} , soit du côté de e_{n-2} . A sa naissance, α' semble contiguë à α par juxtaposition (fig. 125 a). Mais α' s'en trouve éloignée assez rapidement à la suite du développement (fig. 116). α'' naît également contiguë à α' , cette fois

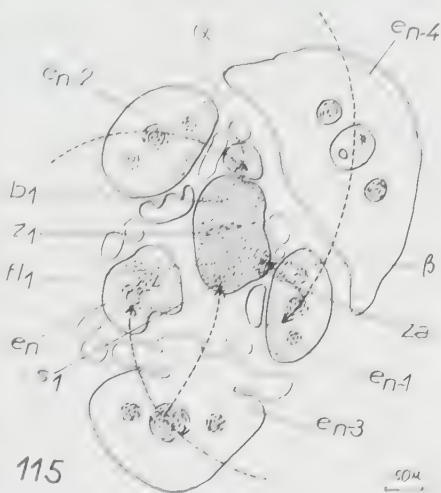


FIG. 115. — *Idem*. Bractée supplémentaire supérieure β située entre e_{n-1} et e_{n-4} . Premier bourgeon axillaire à a , b_1 .

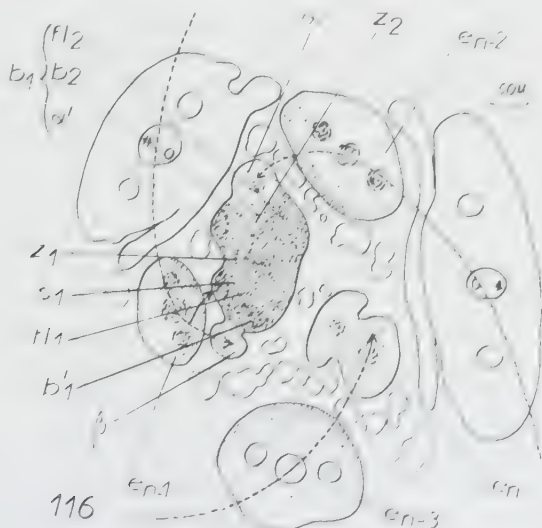


FIG. 116. — *Idem*. Position de β entre e_{n-1} et e_{n-2} . bourgeon axillaire à β , b'_1 , moins développé que b_1 .

au-dessus de α (fig. 126). *La disposition des bractées successives est donc en zigzag.* Il en est de même pour les fleurs. Leur disposition en double rangée est secondaire.

Dans les cymes doubles, l'initiation de s_1 est précédée par celle d'une bractée supplémentaire supérieure β , stérile ou fertile, plus précoce (fig. 115) : β s'initie avant la naissance de b_1 (fig. 137 ou 139). Les positions respectives de β comme de s_1 peuvent être indifféremment entre les unités foliaires ($n-1$) et ($n-3$) (fig. 116), ou entre ($n-1$) et ($n-4$) (fig. 115). La position de β n'est autre que l'une ou l'autre position de s_1 dans les cymes simples. L'existence d'une place disponible supplémentaire entre ($n-1$) et ($n-4$) n'entraîne donc *pas forcément* la formation de β . *La cyme simple pourrait ainsi provenir de l'avortement de β* (fig. 114), s_1 pouvant prendre la place de β (fig. 113). Cette version correspond à celle de la théorie classique. Mais inversement, la cyme double pourrait provenir du dédoublement d'un sépale, le premier plus précoce se changeant en bractée (fig. 116), ou du déboulement plus précoce des hélices foliaires (fig. 115). Dans aucun cas, β ne peut provenir du dédoublement de α qui occupe une position fixe entre ($n-4$) et ($n-2$), en contiguïté avec ($n-2$). β fertile est le point de départ d'une deuxième cyme scorpioïde.

3° *Les cymes scorpioïdes doubles à un ou plusieurs échelons.* — Plus généralement (FAVARD, 1958), les inflorescences complexes comprennent des ramifications supplémentaires *au niveau de l'une quelconque des fleurs*, grâce à la formation d'un *bourgeon axillaire moins important* à l'aisselle d'une bractée supérieure (β , β' ...), supplémentaire à la bractée habituelle (α , α' ...) d'un axe floral (1, 2...) (fig. 151). β stérile est d'aspect sépaloïde (fig. 110 c). βn et $s_1 n$ peuvent être rattachés par la base, βn proviendrait alors du dédoublement de $s_1 n$. L'ordre acropète ou basipète de développement des bourgeons axillaires, probablement lié à une question d'hormones, n'est pas sans importance et mérite d'être étudié. Les deux bractées successives d'un même axe floral étant peu différentes, seule l'étude ontogénique nous a permis d'arriver à la conclusion précédente. Elle est *contraire* à celle de WYDLER (1851) et d'EICHLER (1875), pour qui la bractée supérieure β serait ordinairement fertile, la bractée inférieure α avortant. Ces auteurs n'ont pas observé comme nous des ramifications supplémentaires autres que celles à partir de la première fleur.

D'après les définitions de BRAVAIS, les cymes ramifiées observées sont *ascendantes* comme celles de certaines Renonculacées. Elles sont formées de *cymes scorpioïdes doubles à un ou plusieurs échelons variables*. Le dédoublement d'une cyme scorpioïde à des échelons divers n'est certainement pas un phénomène rare : il a été également remarqué tout dernièrement chez les inflorescences du *Nicotiana glutinosa* (M^{lle} BONNAND, 1960). Mais la bractée supplémentaire y serait inférieure (BONNAND, 1961). Jusqu'à présent, à part les frères BRAVAIS, les auteurs n'ont guère décrit que des cymes scorpioïdes doubles descen-

dantes, le dédoublement n'ayant lieu que pour l'axe ou les axes inférieurs, les cymes bipares ne devenant scorpioïdes, en somme, que sur leurs axes supérieurs (NOZERAN, 1955; BERSILLON, 1956).

La proportion des cymes doubles ou complexes est très faible chez le *D. rotundifolia*, un peu plus fréquente chez le *D. intermedia*. Sur 70 inflorescences du *D. rotundifolia*, pour des plantes de plus de deux ans, nous en avons trouvé quatre doubles et une seule simple puis double, et sur toutes les inflorescences observées seulement deux complexes. La biparité des cymes de *Drosera* semble donc représenter, à l'heure actuelle, des variations des cymes unipares, et non l'inverse comme le suppose la théorie classique.

C. — POSSIBILITÉS DE TRANSFORMATIONS DES RAMIFICATIONS VÉGÉTATIVES EN RAMIFICATIONS INFLORESCENTIELLES

Les inflorescences et les anthoclades sont ramifiées de la même manière que les tiges de *Drosera*, par formation d'un ou de deux bourgeons axillaires seulement. L'ordre d'apparition des bourgeons y est soit ascendant, soit descendant. En outre, il peut y avoir passage d'une cyme scorpioïde simple à une *cyme composée* (cyme de cyme), par transformation directe d'un bourgeon apical végétatif en bourgeon inflorescentiel (ordre descendant). GÆBEL (1931) a déjà observé des phénomènes semblables où des anthoclades se transforment en inflorescences, en présence de conditions de milieu particulièrement favorables. Les ramifications inflorescentielles peuvent donc provenir de la transformation de ramifications végétatives, par développement accéléré de bourgeons axillaires.

D'ailleurs, inversement, chez le *Nicotiana glutinosa*, une ramification inflorescentielle (cyme unipare scorpioïde) peut se transformer en une ramification végétative (M^{me} DIOMAIUTO-BONNAND, 1962).

IV. — ÉTUDE CYTO-HISTOLOGIQUE DE L'ONTOGÉNÈSE DU MÉRISTÈME REPRODUCTEUR

A. — ÉTUDE DU *D. ROTUNDIFOLIA*

1° *La fin de l'état végétatif.* — La fin de l'état végétatif est marqué par des divisions d'élargissement plus nombreuses des deux assises tunicales et du *corpus* atteignant les cellules axiales qui présentent davantage de cellules étroites (fig. 117 a). Ces faits sont mis en évidence également par le relevé des mitoses de coupes superposées des apex

correspondants, métaphases, anaphases et télophases donnant le sens de la croissance apicale (fig. 117 b et 118 b). Les fluctuations plasto-chroniques de la répartition des mitoses y sont atténuées, *les mitoses affectant davantage tant l'anneau initial que le méristème d'attente et la partie basale axiale du corpus où elles restent toutefois moins nombreuses que dans l'anneau initial*. La régénération à l'aisselle du dernier initium foliaire se fait en même temps que sa croissance horizontale (fig. 117 b).

Le grossissement des nucléoles va de pair avec l'augmentation de l'activité mitotique. Dans l'anneau initial, les diamètres nucléolaires atteignent généralement à ce stade 2,5 à 3 μ (fig. 117 a), tandis que dans la région axiale du méristème d'attente, ces gros nucléoles sont pour le moment moins nombreux. La persistance de tannins épidermiques assez importants, quoique en régression, y provoque encore une déformation légère des noyaux (fig. 118 a).

2° Le passage à l'état inflorescentiel. — a. — INTENSIFICATION DE LA CROISSANCE EN HAUTEUR SUBTERMINALE. — L'accroissement en largeur de l'apex est alors suivi de *l'activation brusque de sa croissance en hauteur*. Cette dernière débute avec la surrection de la dernière feuille et l'initiation de la première bractée (microphoto 119 b et c), par *le grossissement plus accentué des nucléoles de la partie basale axiale du corpus* qui se trouve au-dessus du méristème médullaire, le diamètre nucléolaire atteignant jusqu'à 3 μ (fig. 119 a). *Il s'ensuit des divisions périclinales répétées* de cette partie (*cab*) du corpus (fig. 120 a). Ces divisions s'ajoutant aux divisions anticlines latérales sont le prélude à la croissance du *pédoncule inflorescentiel* qui rehausse l'apex avec la première bractée à la hauteur de la dernière ébauche foliaire.

b. — INTENSIFICATION DE L'ACTIVITÉ APICALE AXIALE. — Le corpus restant (*cas*) subit *des divisions anticlines et périclinales dans sa partie axiale également*, déterminant le bombement de l'apex (fig. 119 a, b et 120 a, b et c). Ces divisions sont accompagnées de celles de la *tunica bisériée* qui le coiffe, l'ensemble étant à l'origine d'un manteau méristématique (voir plus loin).

A ce stade, et tant que dure l'allongement de l'apex, *la répartition des mitoses est quasi homogène* (fig. 121 et 122 a). Toutefois, la zone apicale axiale (*zaa*) reste d'abord légèrement moins active, probablement par suite de la croissance en hauteur plus forte que la croissance en largeur de l'apex (fig. 121). L'activité mitotique relativement grande des cellules apicales axiales est marquée cette fois par des nucléoles très gros (diamètres nucléolaires de 2,5 à 2,7 μ) et la réduction des tannins épidermiques qui ne déforment plus les noyaux (fig. 120 a).

Au cours de ces transformations, *les cellules apicales axiales ont*

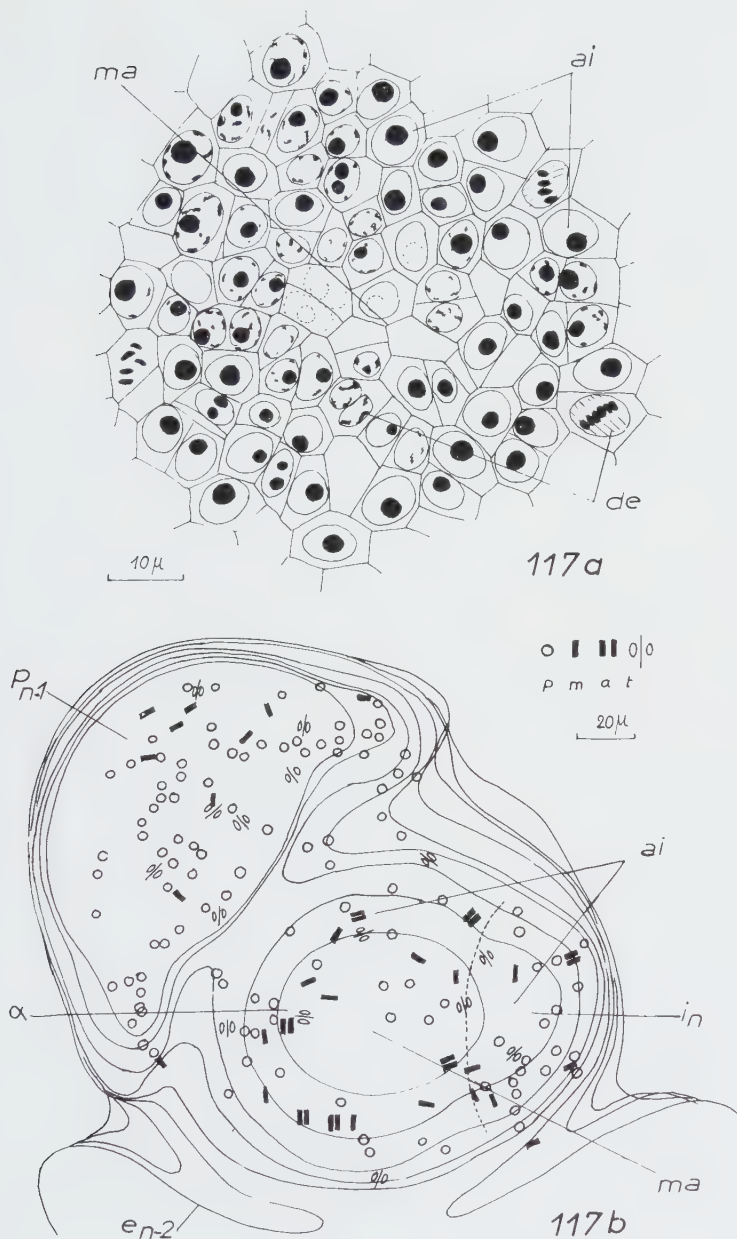
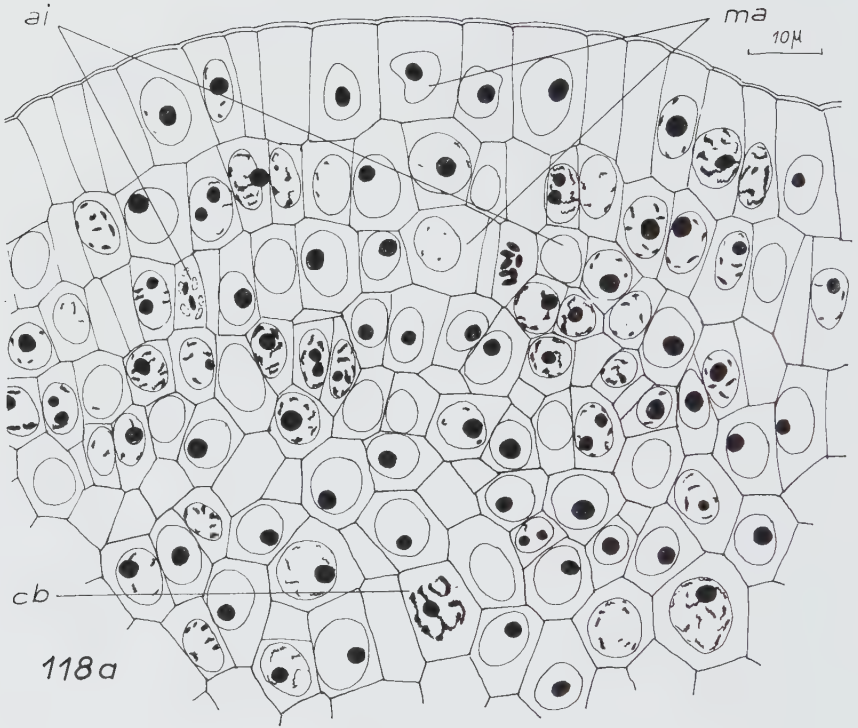


FIG. 117. — Apex du *D. rotundifolia* à la fin de l'état végétatif. a) Coupe transversale passant dans la deuxième assise tunicale. Méristème d'attente; ma, à nucléoles plus petits que dans l'anneau initial ai latéral; divisions d'élargissement de. b) Relevé des mitoses dans 8 coupes transversales avec mitoses d'élargissement plus nombreuses dans ai. in, pn-1, en-2, dernières feuilles; a, initium bractéal; p, prophase; m, métaphase; a, anaphase; t, télophase. (Nava-chine-Hématoxyline.)

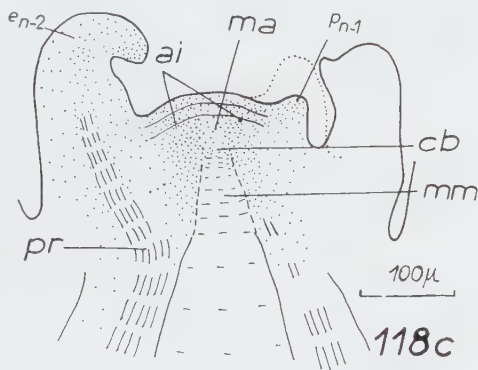


été les dernières atteintes par l'intensification de l'activité apicale. Celle-ci s'est déplacée de la périphérie et de la base de l'apex végétatif vers l'axe. L'activation de ces cellules et de leurs voisines aura pour résultat que les nouvelles histo- et organogénèses auront lieu cette fois à partir de leur descendance immédiate, dans la mesure où les cellules issues de l'anneau initial seront plus ou moins absorbées par la différenciation au cours des stades suivants.

L'activation des cellules apicales axiales est accompagnée non seulement de l'accroissement des nucléoles, mais également de l'*accentua-*

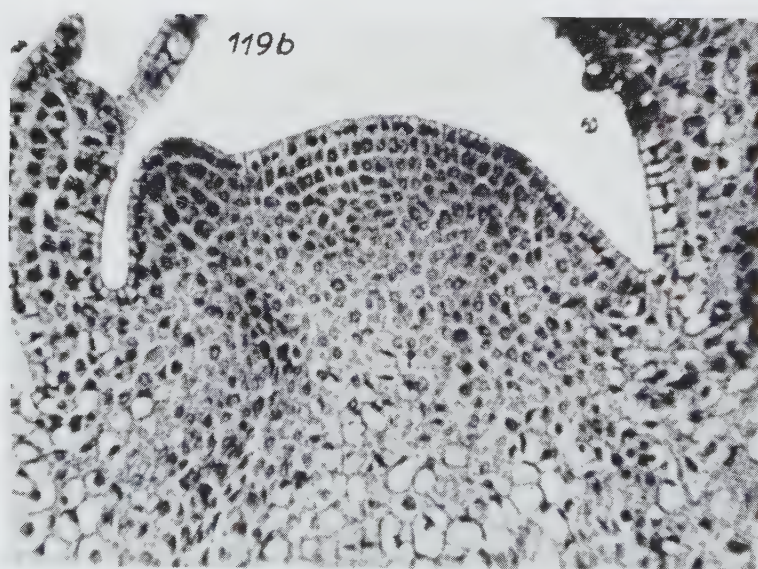
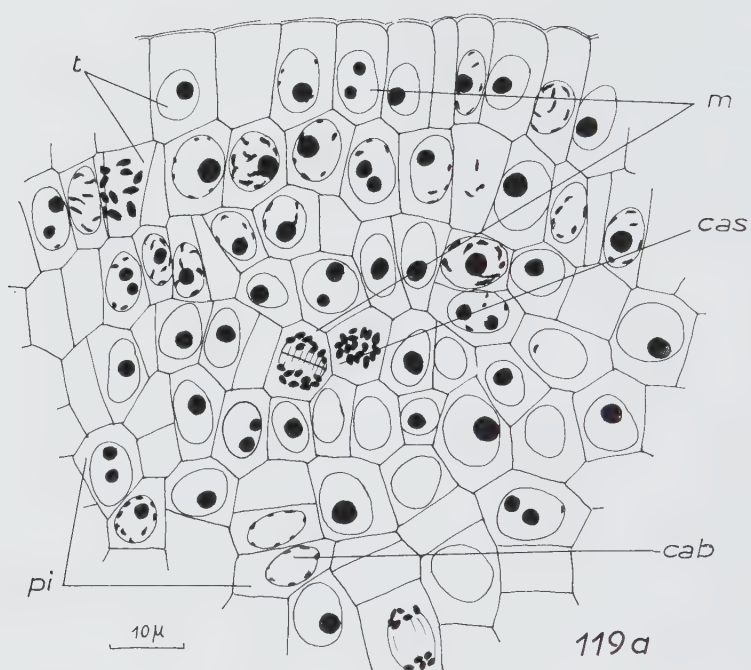
FIG. 118.

Idem. Réduction du méristème d'attente *ma*. Début d'activation de la base du corpus *cb*. **a)** Coupe longitudinale axiale. **b)** Relevé des mitoses dans 4 coupes longitudinales superposées. *pr*, procambium. **c)** Schéma de la zonation. (Navachine-Hématoxyline.)



tion des autres caractères méristématiques des cellules. Elle se traduit par un cytoplasme plus dense, plus homogène et plus colorable sur les fixations de Navachine, par la réduction des vacuoles et l'abondance d'un chondriome plus fin sur les fixations de Regaud (pl. XVI, fig. 1).

c. — FORMATION D'UN POINT VÉGÉTATIF OU INFLORESCENTIEL SECONDAIRE. — Un bourgeon axillaire prend naissance à l'aisselle du dernier primordium foliaire (pl. XVI, schéma 1') à partir d'une zone axillaire *zan* de l'apex, ayant subi une légère différenciation (fig. 119 b et c). Sa croissance et son développement sont relativement rapides. Dès le début de l'activation de cette zone, il y a surtout des divisions anticlines d'élargissement beaucoup plus nombreuses sur les bords de l'*initium gemmaire* non encore saillant que dans la zone apicale axiale (fig. 122 b); les mitoses péricleines plus rares sont confinées plutôt à la base. *L'anneau initial gemmaire s'organise donc d'une manière très précoce*, avant même les premières initiations foliaires. L'organisation mise en place par la genèse du bourgeon axillaire est donc déjà évoluée. Les divisions latérales et basales lui donnent un aspect de « shell-zone » allongée (fig. 124 c) définie par REEVE (1943). Tandis que le nouveau méristème initie ses premières feuilles dans cet anneau initial plus actif, il fait saillie à la base du pédoncule.

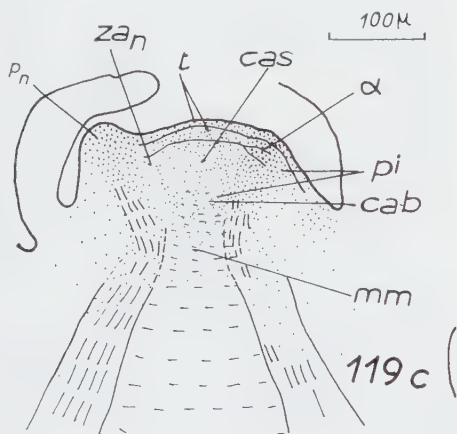


Parfois, ce bourgeon axillaire peut évoluer *directement en un nouvel apex pré-inflorescentiel* semblable à celui décrit précédemment, par l'intensification des activités latérale et axiale.

d. — INDIVIDUALISATION DU PÉDONCULE INFLORESCENTIEL ET DU MANTEAU MÉRISTÉMATIQUE. — L'allongement de l'apex au stade précédent est dû à la formation du pédoncule inflorescentiel (fig. 120 a, *pi*). Un *méristème médullaire inflorescentiel étroit* (pl. XVI, schémas 1' et 2', *mmi*) apparaît bientôt grâce à la vacuolisation des cellules issues de la partie axiale basale du *corpus* (fig. 120 a, *cab*). Les cellules latérales

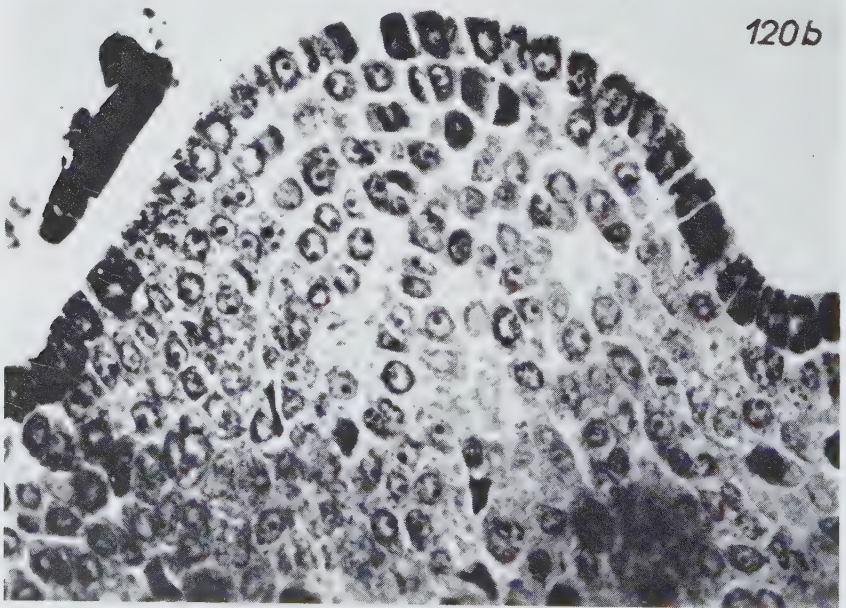
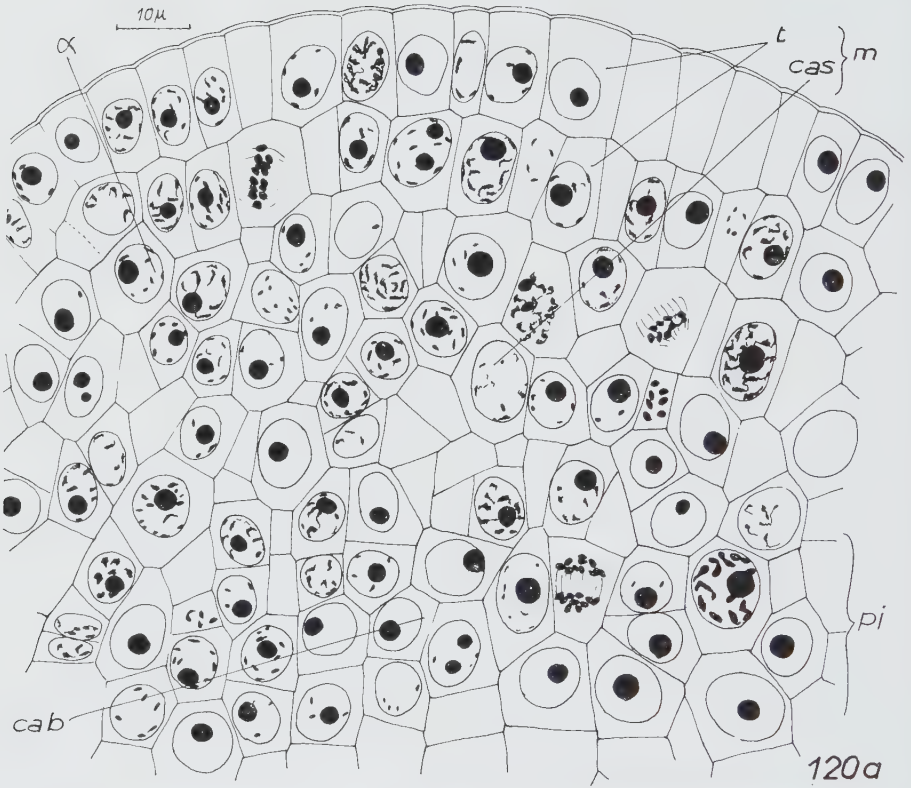
FIG. 119.

Apex du *D. rotundifolia* au début du passage à l'état inflorescentiel avec : 1° activation de la partie axiale basale *cab* du *corpus* à l'origine de la formation du pédoncule inflorescentiel *pi*; 2° activation du méristème d'attente (partie axiale sommitale *cas* du *corpus* et tunica bisériée *t*), à l'origine de la formation du manteau méristématique *m*. **a)** Coupe longitudinale axiale : mitoses, surtout périclines dans *cab*. Mitoses anticlines et périclines dans *cas*. (Navachine-Hématoxyline). **b)** Microphotographie d'un apex au même stade et **c)** schéma correspondant. Zonation presque homogène (*cas* et *cab*, très colorées), non masquée par une diffusion seulement légère des tannins (sauf dans l'assise épidermique). α , initium bractéal; za_n , zone axillaire du primordium foliaire p_n , un peu moins coloré; *mm*, méristème médullaire. (Méthode de BRACHET.)



provenant de l'anneau initial se vacuolisent aussi, mais restent plus méristématiques. L'assise sous-épidermique se dédouble par quelques divisions périclines. Le *procambium inflorescentiel* (*pr*) atteint très tôt la base du méristème apical, avant la différenciation médullaire (fig. 119 c) ou corticale (pl. XVI, 1'). Il progresse en liaison avec la bractée α , puis, après l'individualisation du *prodesmogène inflorescentiel* (*pd*), en liaison avec la première fleur (pl. XVI, comparer les schémas 2' et 3').

L'apex restant sans le pédoncule se réduit à une *calotte de tissu fortement méristématique m*, comprenant une bractée latérale α (pl. XVI, schémas 1' et 2'). Il est formé d'un *corpus* provenant des cellules sommitales du *corpus* du point végétatif, la base du *corpus* formant le pédoncule inflorescentiel, et d'une *tunica bisériée* d'origine également végétative (fig. 120 a, b et c). Le méristème médullaire inflorescentiel atteint le *corpus* inflorescentiel sensiblement aussi près du sommet que des bords (pl. XVI, schéma 3'); le méristème inflorescentiel qui coiffe alors ce « *massif parenchymateux* » (pl. XVI, fig. 5) prend l'aspect d'un « *manteau méristématique* » (pl. XVI, fig. 3 et 4) plus typique.

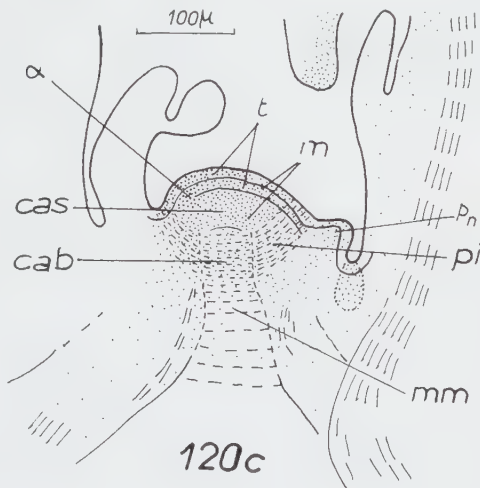


3° **Le premier partage du méristème inflorescentiel.** — L'initiation de la première bractée α débute assez précocement (fig. 117 b). Elle est due à des divisions périclinales de la deuxième assise tunicale (fig. 119 b). Elle présente peu de croissance horizontale (fig. 122 a). Son émergence est oblique (fig. 124 c), et non verticale comme chez les feuilles qui comportent un soubassement plus important.

La différenciation à son aisselle commence tout au début de son émergence, si ce n'est avant. Les mitoses de cette zone axillaire deviennent transitoirement moins fréquentes que dans le reste de

FIG. 120.

Idem, plus évolué. Formation du pédoncule inflorescentiel pi et du manteau méristématique m . Même légende. a) Coupe longitudinale axiale. b) Microphotographie au même stade. c) Schéma. (Nava-chine-Hématoxyline.)



l'apex (fig. 122 a, α). Les nucléoles du manteau méristématique y sont généralement plus petits, de 1,5 à 2 μ au lieu de 2,5 à 3 μ de diamètre. L'assise épidermique y est un peu plus tannifère (comparer pl. XVI, fig. 1 et 2), le cytoplasme plus vacuolisé et les chondriosomes moins nombreux et un peu plus gros. Le *corpus* se différencie davantage.

Mais très vite, tandis que cette zone s'élargit un peu, les nucléoles grossissent sporadiquement (fig. 123 a), le manteau méristématique étant d'abord moins épais que dans le reste de l'apex : c'est le début de l'*initium gemmaire* b_1 . Avec la surrection bractéale, les mitoses sont plus nombreuses dans tout l'apex axillaire; elles affectent les cellules apicales axiales (fig. 124 a, mar) et s'accompagnent du grossissement des nucléoles qui atteignent 2 à 3 μ de diamètre dans l'*initium gemmaire*, et même 3,5 μ dans le jeune *primordium gemmaire* (pl. XVI, fig. 4). Les cellules y deviennent plus larges. La *dédifférenciation* qui accompagne la remise en activité de cette zone axillaire atteint les deux assises tunicales et le *corpus*, en particulier l'épiderme où les tannins forment des précipités fins dans la région apicale homogène (pl. XVI, fig. 4, rvt). La répartition des ARN devient sensiblement homogène (fig. 125 b). La zone axillaire du manteau méristématique s'est trans-

formée en *bourgeon apical inflorescentiel très précoce* b_1 , comme chez le *Myosotis alpestris* où il peut être d'ailleurs encore plus précoce (FAVARD, 1960 a et b).

Le reste du méristème inflorescentiel a une activité mitotique d'abord supérieure (fig. 125 a). Les nucléoles y sont également en général très gros, leur diamètre variant de 2,5 à 3,5 μ (fig. 124 b). Son *corpus* est plus épais. Le cytoplasme est plus dense encore, les chondriosomes plus

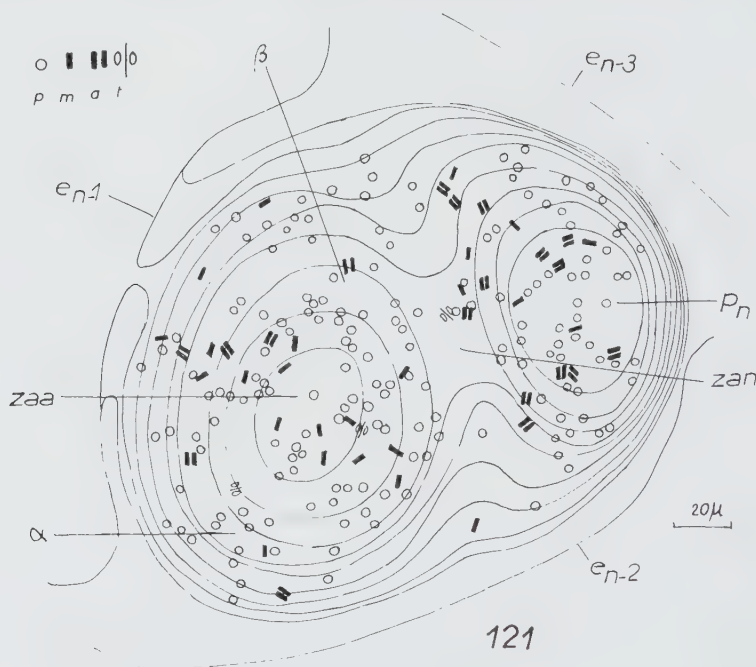


FIG. 121. — Répartition quasi homogène des mitoses apicales au moment du passage à l'état inflorescentiel chez le *D. rotundifolia*. Relevé des mitoses dans 8 coupes transversales superposées. z_{aa} , zone axiale à peine moins active; α , initium bractéal; p_n , dernier primordium foliaire avec zone axillaire peu active, z_{an} . Probablement début initium β .

nombreux et plus fins (pl. XVI, fig. 3 et 4). Il évolue en un *premier méristème floral* f_1 . Une *zone intercalaire* z_1 , à cellules plus étroites, aux nucléoles un peu plus petits et dont le cytoplasme se vacuolise progressivement, apparaît entre les deux protubérances. *Le méristème inflorescentiel se trouve ainsi partagé en deux parties sensiblement égales*, un méristème floral terminal f_1 et un bourgeon axillaire très précoce b_1 (fig. 124 c, d et 125 b). La formation de ce bourgeon déporte le méristème floral sur le côté.

Ce mode de ramification ne peut pas être confondu avec une dichotomie, malgré l'apparence extérieure au moment du partage apical. Il est inégal à l'origine. La réservation d'une zone axillaire moins

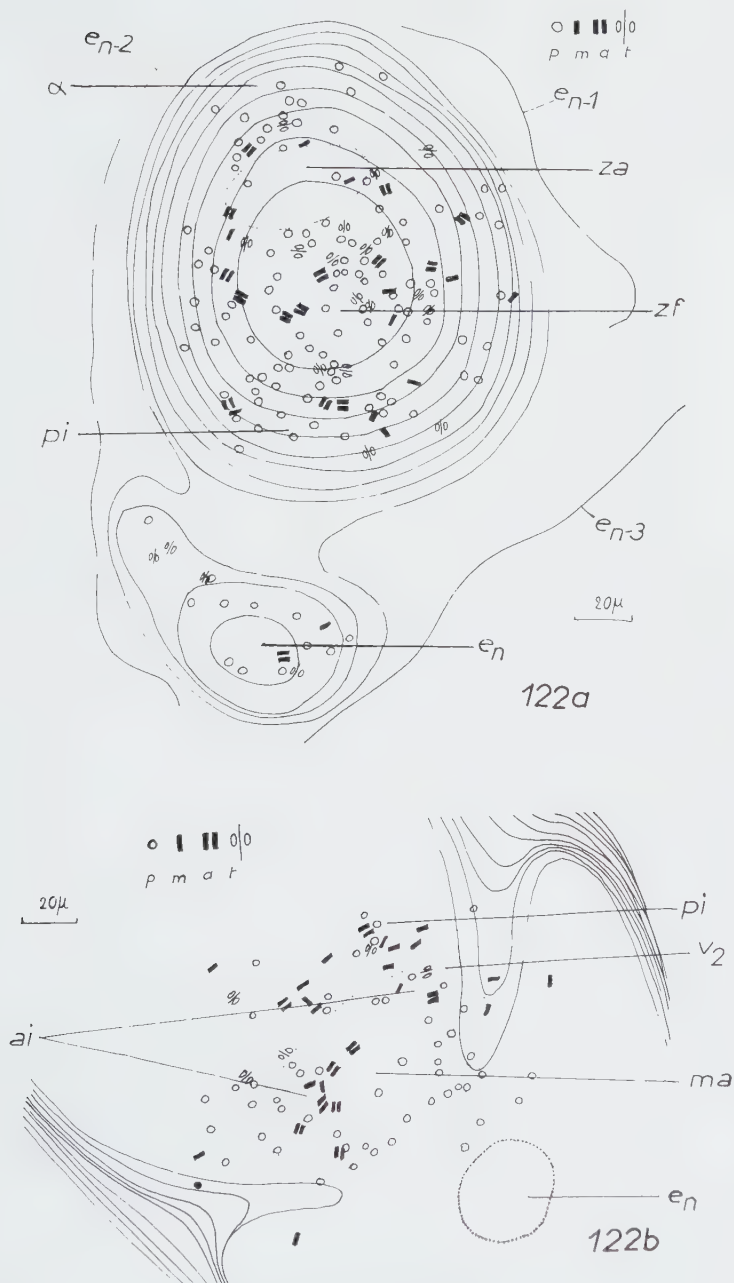


FIG. 122. — *Idem*, un peu plus évolué. a) Zone axillaire z_a à l'initium bractéal α nettement moins active que la zone florale z_f . b) Initium gemmaire végétatif v avec anneau initial ai déjà individualisé.

active a lieu comme lors de la formation de bourgeons axillaires végétatifs. Mais cette zone s'active plus rapidement. Chez le *D. intermedia*

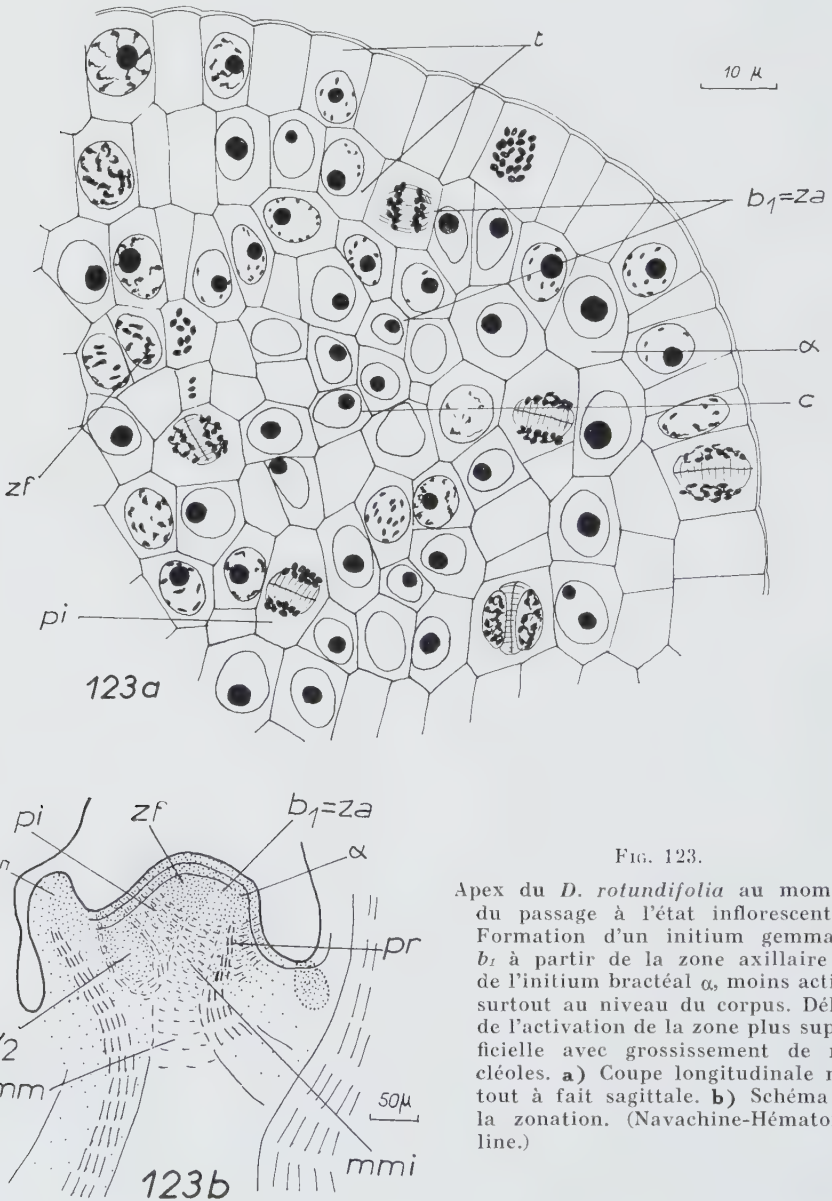


FIG. 123.

Apex du *D. rotundifolia* au moment du passage à l'état inflorescentiel. Formation d'un initium gemmaire b_1 à partir de la zone axillaire za de l'initium bractéal α , moins active, surtout au niveau du corpus. Début de l'activation de la zone plus superficielle avec grossissement de nucléoles. **a**) Coupe longitudinale non tout à fait sagittale. **b**) Schéma de la zonation. (Navachine-Hématoxyline.)

où le bourgeon axillaire inflorescentiel est moins précoce, la réservation de cette zone est plus marquée et, par comparaison, fait mieux comprendre le mode de partage apical chez le *D. rotundifolia*.

4° Suite de l'ontogénèse de la cyme scorpioïde simple. — a. — STRUCTURE DU MÉRISTÈME INFLORESCENTIEL. — Le méristème inflorescentiel

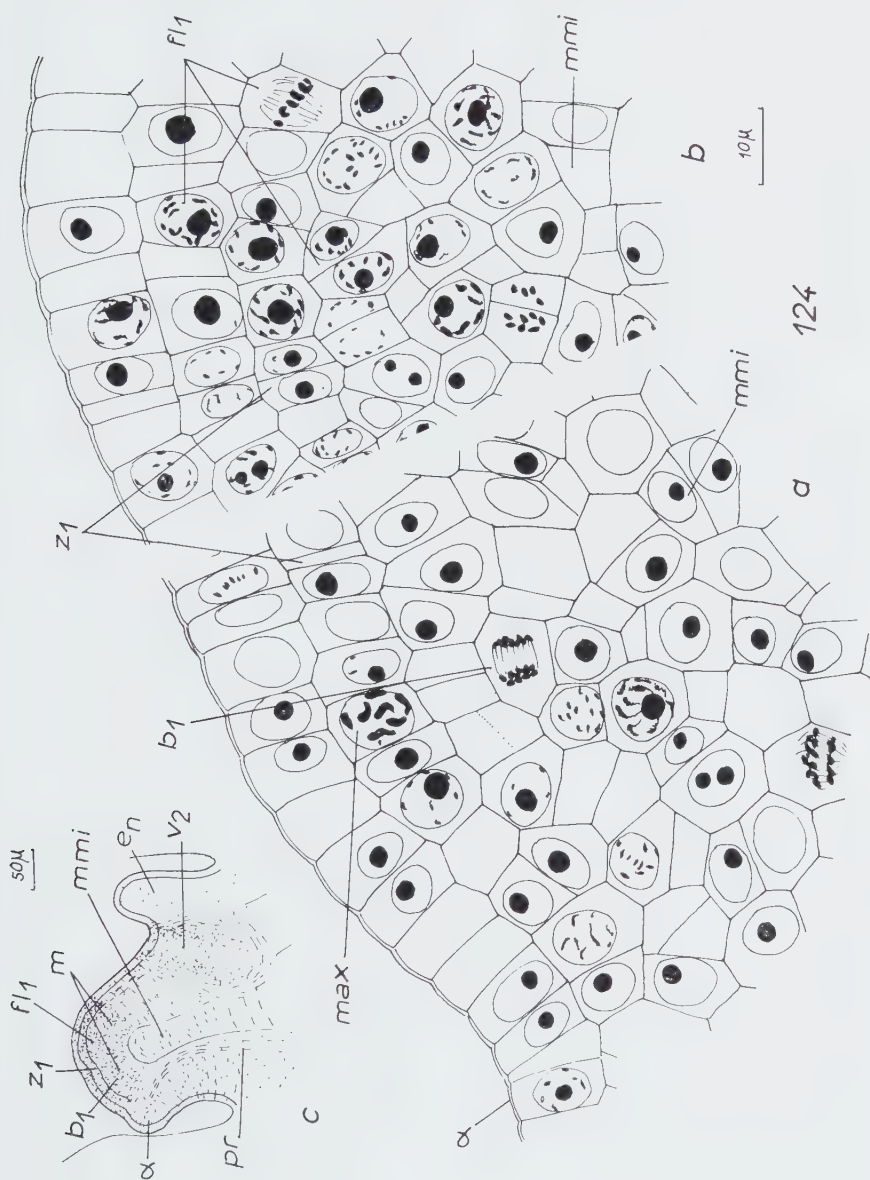


FIG. 124. — Apex du *D. rotundifolia* au moment du partage inflorescentiel. Coupes longitudinales sagittales par rapport au primordium bractéal α . a) Initium gemmaire b_1 âgé. Activité générale de l'apex axillaire avec mitoses apicales axiales max . b) Initium floral f_1 à corps un peu plus épais que celui du bourgeon axillaire b_1 . z_1 , zone intercalaire d'élargissement. c) Schéma de la zonation d) Microphotographie d'une section médiane. (Navachine-Hématoxyline.) (Voir la figure 124 d, p. 450).

choisi s'étend entre deux protubérances bractéales α' et α'' et deux protubérances florales fl_1 et fl_2 (fig. 126). Sur une coupe longitudinale telle que xy passant par le très jeune primordium floral fl_3 et l'initium bractéal α''' appartenant au bourgeon axillaire b_3 (fig. 127 a et b), ce méristème inflorescentiel est constitué d'un *manteau méristématique*, continuation du manteau méristématique initial m . Il comprend toujours deux assises tunicales et un *corpus* de trois à quatre couches



FIG. 124 d
(voir légende
p. 449).

irrégulières de cellules. Une petite zone intercalaire z_3 commence à séparer fl_3 de b_3 ; elle est encore méristématique alors que la zone intercalaire précédente ne l'est plus. Le manteau revêt un *massif parenchymateux mp* maintenant bien individualisé.

b. — FONCTIONNEMENT DU MÉRISTÈME INFLORESCENTIEL. — Le manteau méristématique n'est pas tout à fait homogène à ce stade. La surrection de la protubérance florale fl_3 se produit au-dessus de fl_1 , en contiguïté avec fl_2 , grâce aux divisions périclinales plus nombreuses du corpus (fig. 127 a et b) dans la *zone florale* plus active du manteau qui s'épaissit à cet effet. L'activité plus grande de cette zone florale fl_3 , par rapport à la zone restante ou *zone bractéale* b_3 située du côté des bractées, est mise en évidence par le relevé des mitoses dans huit coupes longitudinales superposées (fig. 128) telles que xy et $x'y'$ de la figure 126. L'initiation de la bractée α''' a lieu dans la zone bractéale, à la base du manteau, par quelques divisions périclinales et anticlines de la deuxième assise tunicale de b_3 (fig. 127 a). Elle se fait au-dessus de la bractée α' , au voisinage immédiat de z'' , et comporte très peu de croissance horizontale (fig. 129).

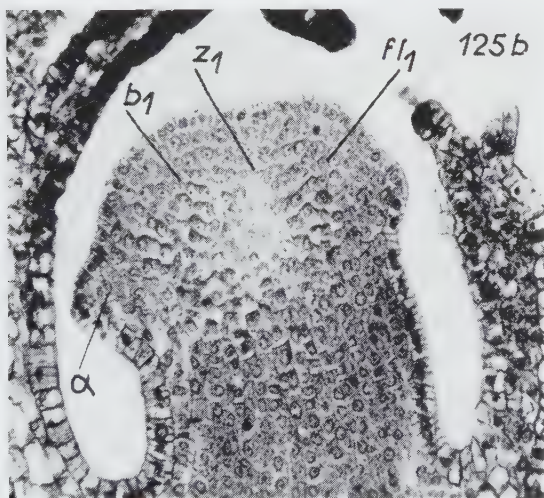
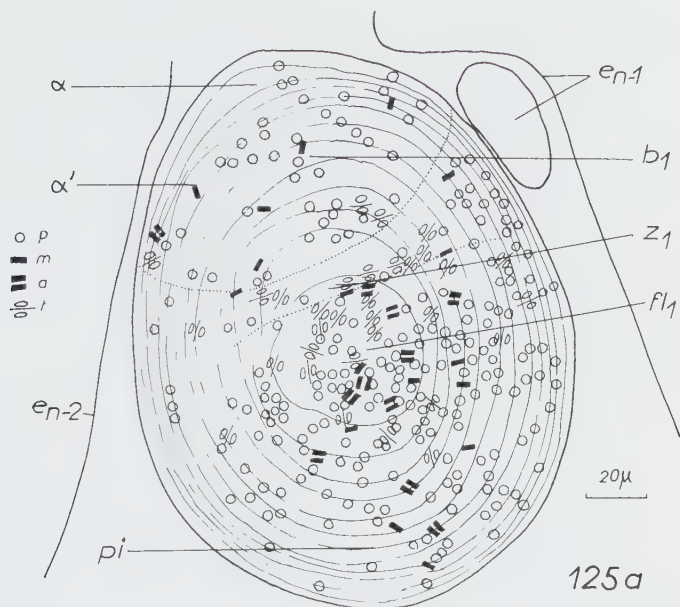


FIG. 125. — Apex inflorescentiel du *D. rotundifolia*. Formation du primordium gemmaire b_1 . **a)** Relevé des mitoses dans les coupes transversales superposées. α , α' , les deux premières bractées; fl_1 , premier primordium floral à l'activité homogène intense, séparé de son bourgeon axillaire b_1 d'activité un peu moins intense, par une zone intercalaire peu active z_1 . p , m , a , t , prophase, métaphase, anaphase, télophase. (Navachine-Hématoxyline.) **b)** Coupe longitudinale médiane. Grande richesse de fl_1 et b_1 en ARN et leur répartition homogène révélée par la coloration à la Pyronine. Mais coloration de la bractée α due en partie à la présence de tannins. Coloration moindre de z_1 . (Méthode de BRACHET.)

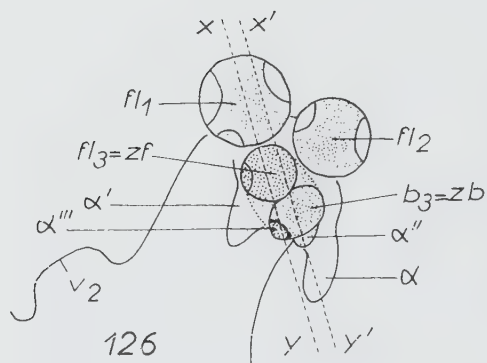


FIG. 126.

Morphologie d'une jeune inflorescence en cyme unipaire scorpioïde du *D. rotundifolia*. 3 protubérances florales fl_1 , fl_2 et fl_3 (début de primordium), et 3 protubérances bractéales α , α' , α'' . xy , $x'y'$, direction des coupes longitudinales des figures suivantes, 127 et 128.

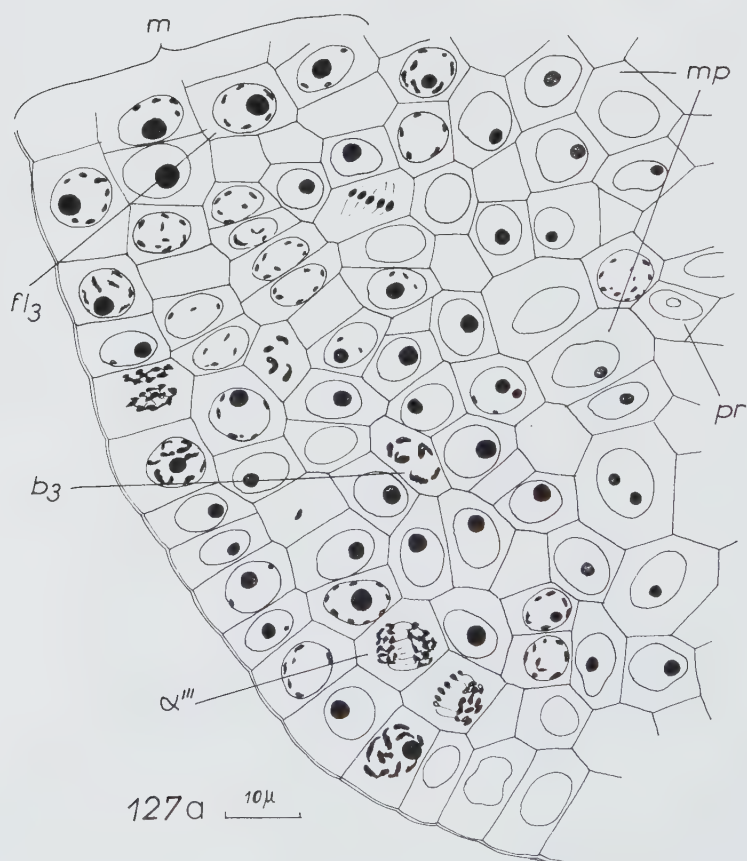


FIG. 127. — Structure du méristème inflorescentiel d'une jeune inflorescence du *D. rotundifolia* au même stade. a) Secteur d'une coupe longitudinale passant par fl_3 et la zone bractéale b_3 (xy de la figure 126). Début d'initiation de la bractée α''' . m , manteau méristématique; mp , massif parenchymateux; pr , procambium inflorescentiel; z_3 , début de zone intercalaire. b) Microphotographie d'une coupe voisine passant par la bractée α'' . c) *Idem*, avec b_3 très précoce, fl_3 , encore à l'état d'initium. (Navachine-Hématoxyline.)

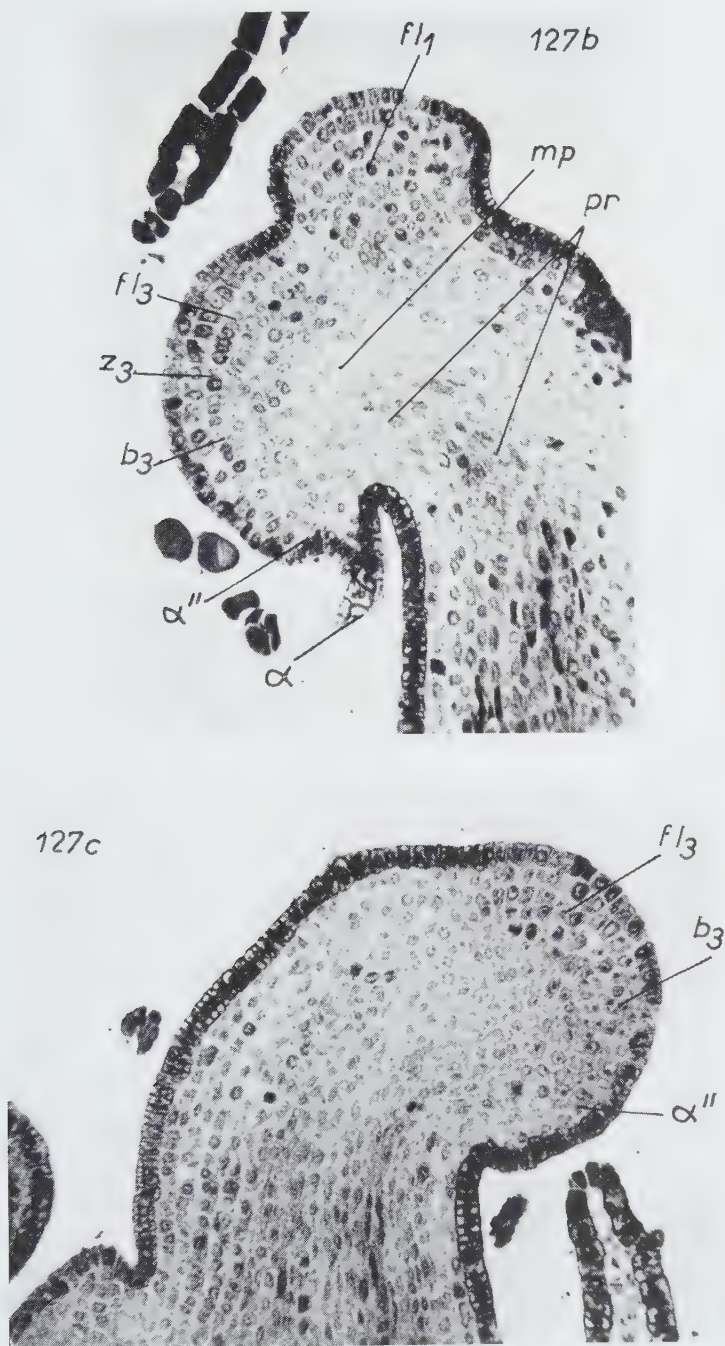


FIG. 127 b et c

A un stade un peu plus avancé (initium bractéal α''' plus âgé), l'activité de b_3 s'accroît. Elle est *quasi homogène* comme le montre la répartition des mitoses sur des coupes transversales (fig. 129). Cependant, une petite zone bractéale z_a (futur b_4) semble déjà se dessiner par son activité légèrement moindre que celle de l'apex (futur fl_4).

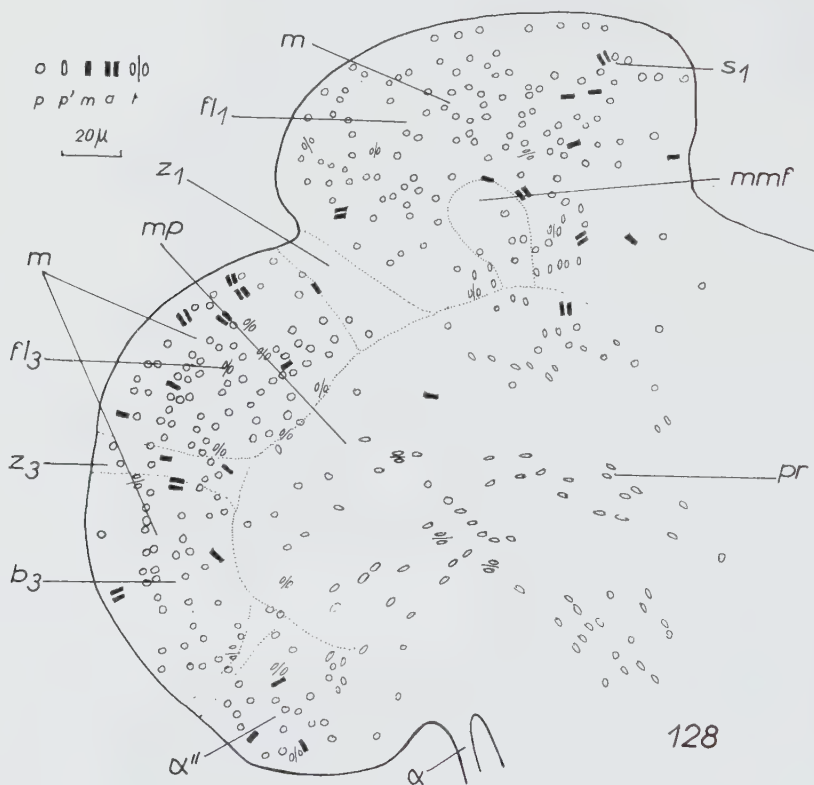


FIG. 128. — *Idem*. Répartition de l'activité mitotique. Relevé des mitoses dans 8 coupes longitudinales superposées (telles que $x'y'$ de la figure 126). Très jeune primordium floral fl_3 à corpus plus épais et plus actif que celui du bourgeon inflorescentiel nouveau b_3 . z_1 , z_3 , zones intercalaires peu actives. fl_1 , première ébauche florale formée d'un manteau méristématique homogène m et un méristème médullaire (mmf) axial. s_1 , l'un des sépales de fl_1 . p , prophase; p' , prophase de cellule procambiale; m , métaphase; a , anaphase; t , télophase. (Navachine-Hématoxyline.)

Juste avant la surrection de fl_4 (fig. 130) dont l'activité s'est accrue, cette zone bractéale est maintenant nettement individualisée en un bourgeon axillaire b_4 moins actif : le manteau est de nouveau hétérogène.

Nous retrouvons ainsi les stades intermédiaires de la formation d'un bourgeon axillaire très précoce comme lors de celle de b_1 . Dans les apex prospères, la formation du bourgeon axillaire semble pouvoir

être plus précoce encore que nous ne l'avons décrite (fig. 127 c).

Si le fonctionnement du méristème inflorescentiel est rythmique, il n'a rien à voir avec un fonctionnement plastochronique. Quand une protubérance florale fl est émise, le méristème inflorescentiel (ancienne zone bractéale) ne se régénère pas à l'aisselle de fl dans une zone florale particulière, mais l'ancienne zone bractéale (bourgeon axillaire b) s'accroît en bloc (*stade homogène*) jusqu'à former une

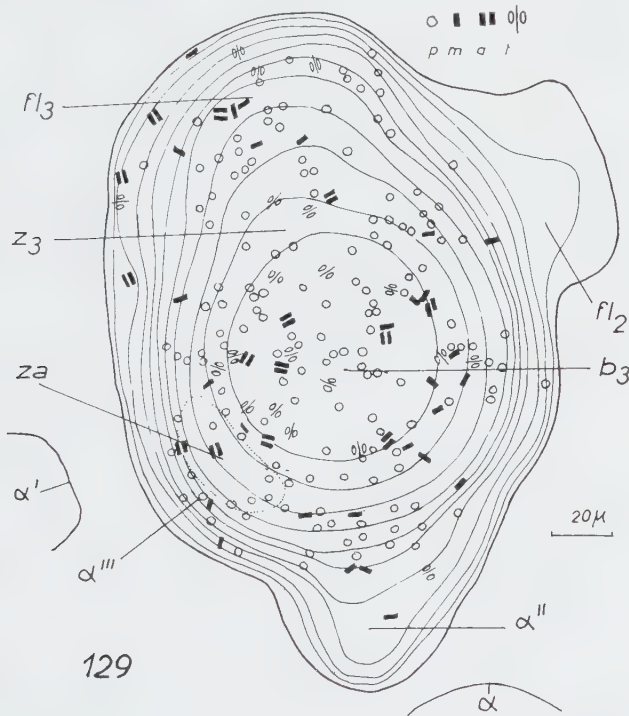


FIG. 129. — Jeune inflorescence du *D. rotundifolia*. Primordium floral fl et primordium gemmaire b plus évolués que dans la figure 128. Relevé des mitoses dans 11 coupes transversales superposées. b homogène avec initium bractéal α'' . Zone bractéale za encore à peine moins active. p, m, a, t , prophase, métaphase, anaphase, télophase. (Navachine-Hématoxyline.)

nouvelle zone bractéale et une nouvelle zone florale (*stade hétérogène*) qui se transformera en fleur, etc. Ce fonctionnement met donc en relief la formation d'*axes sympodiaux successifs* produisant chacun une bractée et une fleur, et non pas un axe unique produisant des bractées et des fleurs. La légère différenciation préalable de la zone bractéale avant sa remise en activité, plus sensible chez le *D. intermedia*, renforce cette interprétation. Les différences cytologiques entre les deux zones transitoires du méristème inflorescentiel, zone bractéale et zone florale, sont toujours très peu accentuées chez le *D. rotundifolia*.

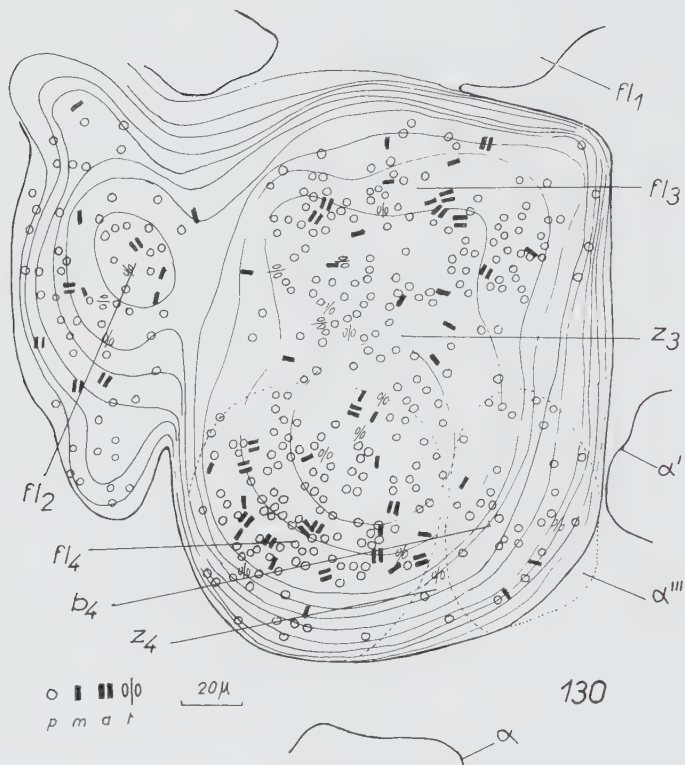


FIG. 130. — *Idem*, plus évolués. b_3 partagé en un initium floral fl_4 plus actif que l'initium gemmaire b_4 formé à partir de la zone bractéale de b_3 . α''' , 4^e jeune primordium bractéal.

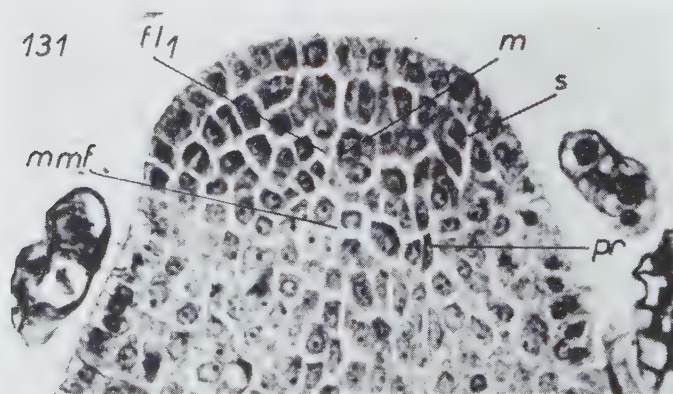


FIG. 131. — Répartition homogène des ARN dans le manteau méristématique m du primordium floral fl_1 d'une jeune inflorescence du *D. rotundifolia* (initiation des sépales). Microphotographie d'une coupe longitudinale. Dans l'épiderme et les parenchymes du pédoncule, la Pyronine colore les tannins en plus des ARN. s , initium sépalair; pr , son procambium. (Méthode de BRACHET.)

5° *Ontogénèse du méristème floral et des pièces florales.* — a. — LE DÉVELOPPEMENT DE LA FLEUR. — Les protubérances florales d'un jeune axe sympodial sont particulièrement sessiles chez le *D. rotundifolia* (fig. 110 c). Les apex floraux ont peu de croissance en hauteur et leurs axes n'ont *presque pas de croissance intercalaire*, par suite de la différenciation rapide des zones intercalaires z_1 , z_2 ...

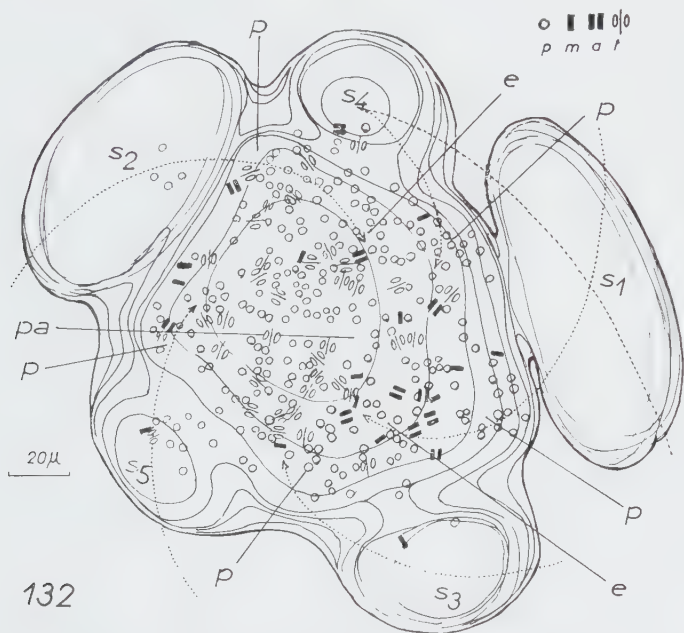


FIG. 132. — Structure du méristème floral du *D. rotundifolia*. Relevé des mitoses dans les coupes transversales superposées d'une protubérance florale. Répartition quasi homogène des nombreuses mitoses apicales lors de la formation des soubassements staminaux. Partie axiale *pa* peut-être un peu moins active. *p*, pétale; *e*, étamine; *s1*... *s4*, sépales.

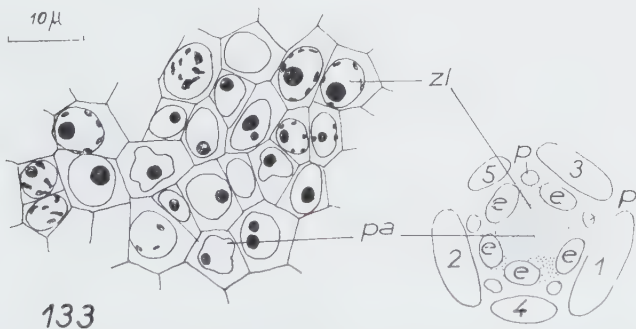


FIG. 133. — Apex floral du *D. rotundifolia* après l'initiation des étamines. Coupe transversale à travers l'assise épidermique. Partie axiale moins active *pa*, à mitoses moins nombreuses, nucléoles plus petits et noyaux déformés à la fixation par les tannins. *zl*, zone latérale. (Navachine-Hématoxyline.)

Le rythme de succession des protubérances florales étant assez rapide, le décalage entre leur développement est peu accentué (fig. 126) et se conserve lors de l'ontogénèse des cinq sépales, des cinq pétales, des cinq étamines et du pistil.

Comme pour les feuilles, la *différenciation dorsale* du primordium

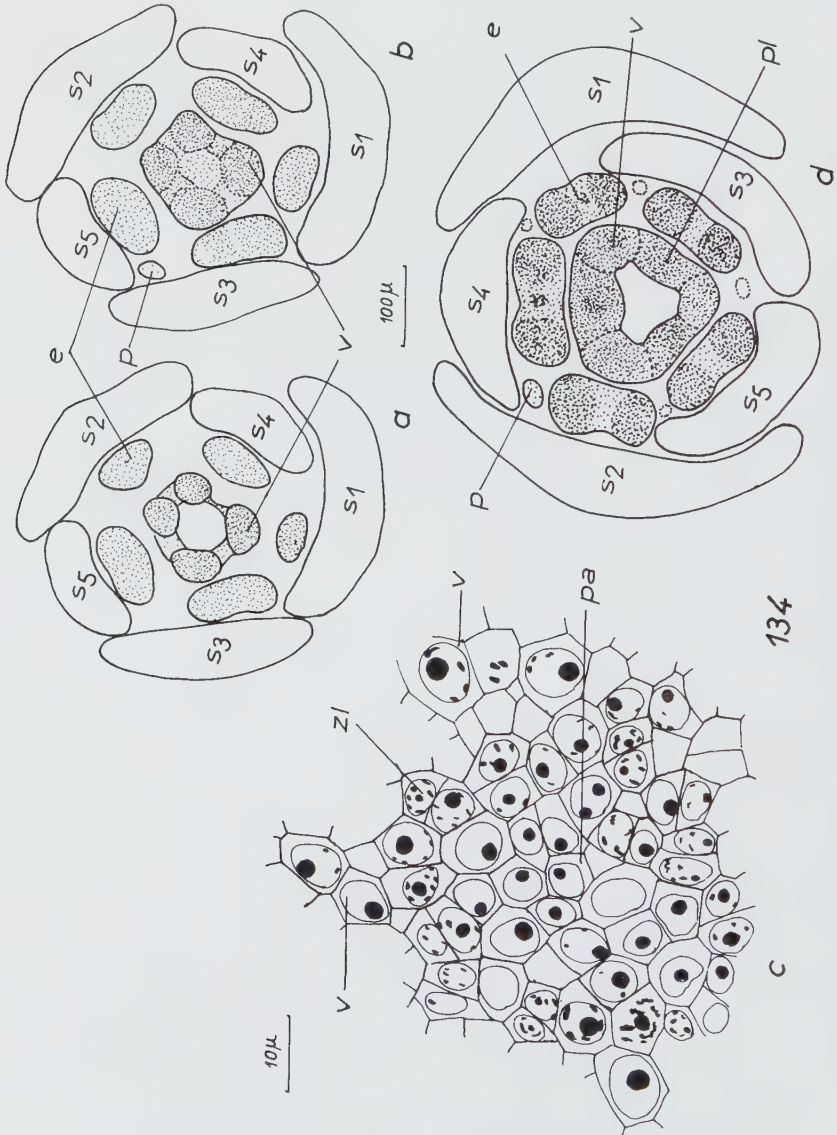


FIG. 134. — Formation des valves *v* et des placentas *pl* du pistil du *D. rotundifolia*. Coupes transversales. *a*) et *b*) Coupes d'un même apex floral à 4 jeunes primordiums valvaires avec *c*) coupe de l'assise sous-épidermique montrant le peu d'activité de la partie axiale *pa* par rapport à la zone latérale *zl* avant l'initiation des placentas : nucléoles plus petits, mitoses rares. *d*) Formation de 3 placentas et de 3 valves seulement. (Navachine-Hématoxyline.)

floral précède la différenciation ventrale de la région située du côté du méristème inflorescentiel. L'initiation des deux premiers sépales se fait en dehors de cette dernière (question de place disponible).

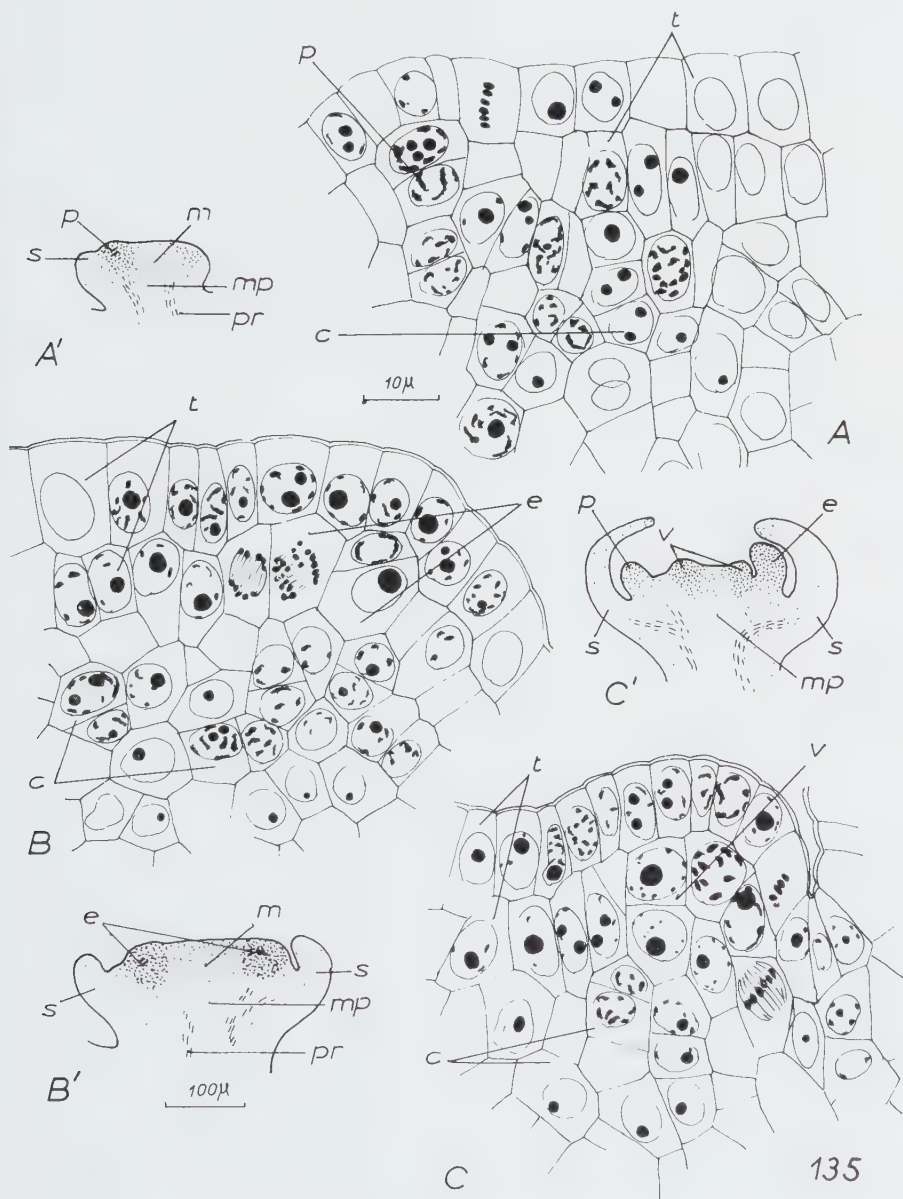


FIG. 135. — Initiation des pièces florales du *D. rotundifolia*. Coupes longitudinales d'apex floraux. **A)** Initiation d'un pétale *p*; **B)** celle d'une étamine *e*; **C)** celle d'une valve *v* du pistil. Divisions périclines de la deuxième assise tunicale *t* et du corpus *c* sous-jacent, surtout pour *e* et *v*. **A' B' C'**, schémas correspondants (Navachine-Hématoxyline.)

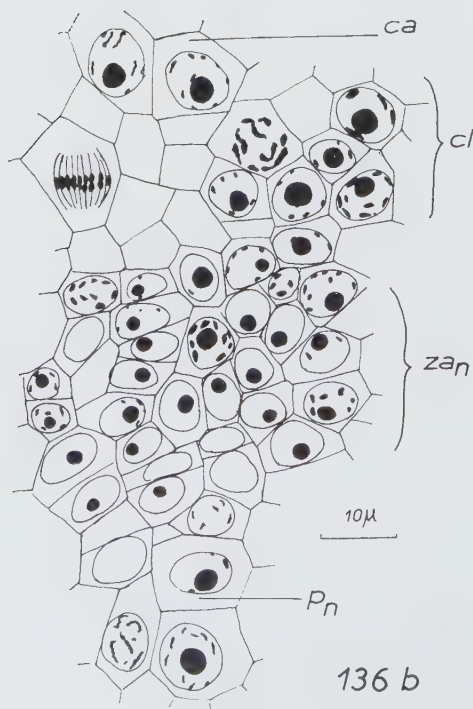
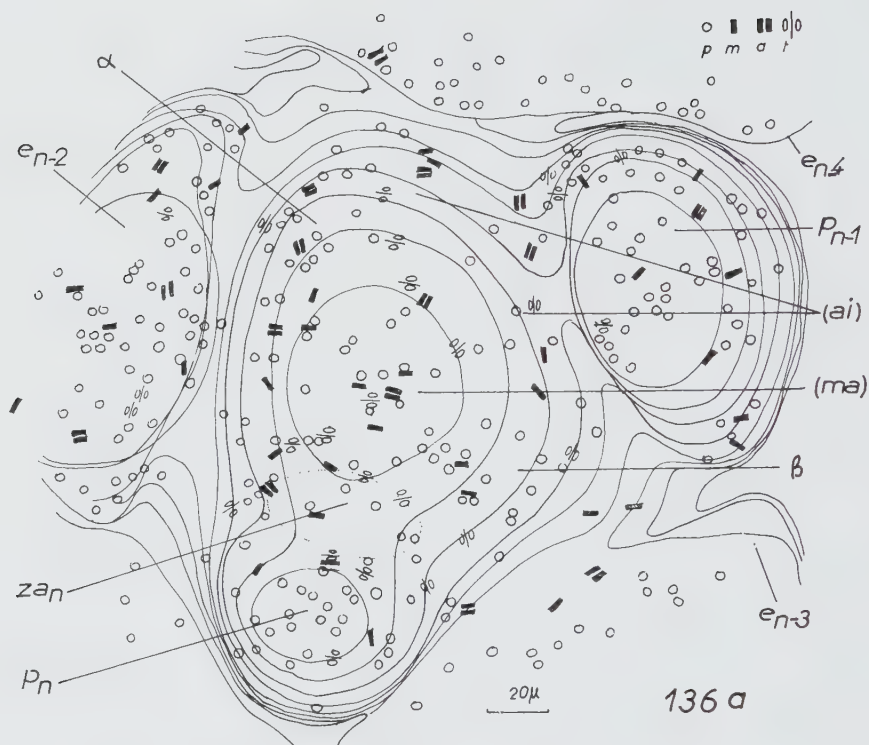


FIG. 136.

Apex du *D. intermedia* au début du passage à l'état inflorescentiel. a) Relevé des mitoses dans 9 coupes transversales superposées montrant l'activation de l'anneau initial *ai* et du méristème d'attente *ma*. Initiation des deux premières bractées α et β . *p*, *m*, *a*, *t*, prophase, métaphase, anaphase, télophase. b) Coupe transversale. Différenciation basale de la zone axillaire *zan* du dernier primordium foliaire *p_n* : petits nucléoles et peu de mitoses. Partie latérale *cl* et axiale *ca* du corpus apical, à nucléoles plus gros et mitoses plus nombreuses. (Nava-chine-Hématoxyline.)

b. — LA STRUCTURE DU MÉRISTÈME FLORAL ET SON FONCTIONNEMENT.

— Lors de sa surrection, le méristème floral, qui est une partie épaissie du manteau méristématique, présente un degré poussé de dédifférenciation cellulaire, avec de très gros nucléoles (fig. 127 b) et de nombreuses mitoses réparties d'une manière assez homogène (fig. 128). *Corpus* et *tunica* bisériée demeurent.

Après sa surrection, le méristème floral conserve cette structure,

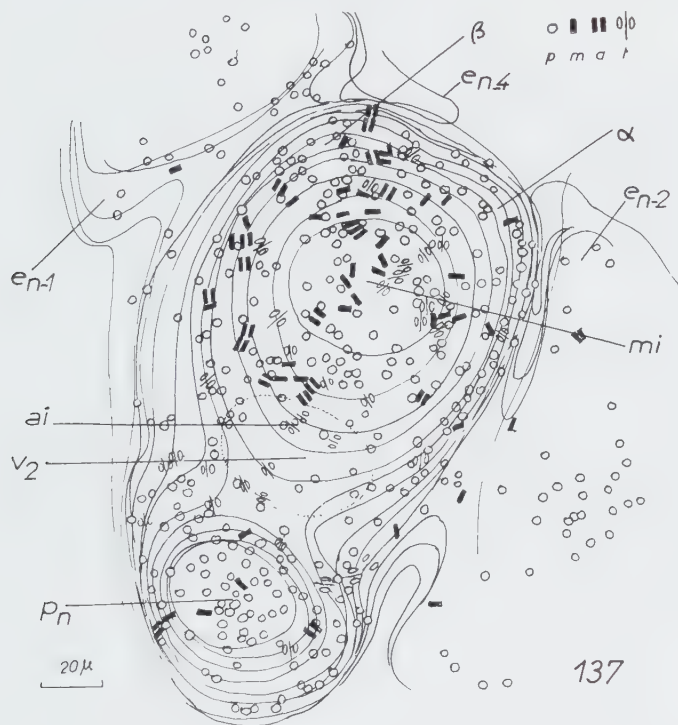


FIG. 137. — *Idem* plus évolué. Répartition homogène des nombreuses mitoses apicales *mi*. *v2*, initium gemmaire végétatif formé à partir de *zan* avec mitoses périphériques *ai*. (Navachine-Hématoxyline.)

tandis que le massif parenchymateux y envoie un petit diverticule, le méristème médullaire floral (fig. 128, *mmf*), qui se transforme en massif parenchymateux lors de la formation tardive (initiation des pétales) du réceptacle floral (fig. 135 AA', *mp*). L'activité mitotique élevée du méristème floral est répartie d'une manière assez homogène, par exemple lors de l'initiation des sépales (fig. 128, *m* de *fl1*) ou des pétales, ou lors de la formation des soubassements staminaux plus importants (fig. 132). Il lui correspond une répartition homogène des ARN (fig. 131). Le rythme d'initiation des sépales est rapide, mais les cinq pétales ou étamines naissent presque simultanément, grâce à la grande activité apicale d'élargissement.

Cependant, à partir du stade staminal, lors de la surrection des

étamines (fig. 133) ou de celle des valves (fig. 134 c), l'activité de la partie axiale (*pa*) de l'apex décroît. Ce phénomène est assez prononcé puisqu'il est marqué par la présence d'une plus grande quantité de tannins épidermiques qui déforment à nouveau les noyaux lors de la fixation, et aussi par des nucléoles plus petits.

Faut-il imputer ce ralentissement de l'activité axiale à un début d'avortement de la fleur ? Les nombreuses divisions cellulaires latérales ne permettent pas d'être catégorique. D'un autre côté, cette baisse

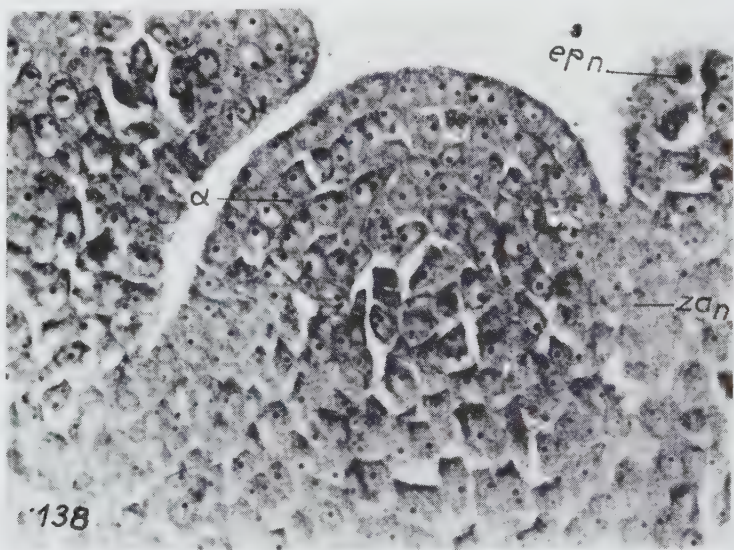


FIG. 138. — *Idem*. Répartition homogène des ARN dans l'apex au début de l'initiation bractéale α , fortement coloré par la Pyronine. Coupe longitudinale. Zone axillaire z_{an} , peu riche en ARN avant la formation du bourgeon axillaire végétatif v_2 , à l'aisselle du primordium-ébauche foliaire ep_n . (Méthode de BRACHET.)

d'activité axiale pourrait expliquer le rétrécissement de l'apex qui initie le plus souvent un nombre de valves du pistil réduit à trois ou quatre (WYDLER, 1859) au lieu des cinq possibles (FLORE COSTES) (fig. 134 a, b et d).

c. — ONTOGÉNÈSE DES PIÈCES FLORALES STÉRILES ET FERTILES. — L'initiation des pièces florales se situe dans la deuxième assise tunicale latérale (fig. 135 A, B et C), les cellules intéressées se reconnaissent au grossissement des nucléoles. La participation du *corpus* n'est guère probable que pour la construction des soubassements staminaux ou pistillaires, le peu de grossissement des nucléoles étant la preuve de sa faible participation.

Les placentas sont initiés aussitôt après les valves, plus près de l'axe. Ils sont soudés aux primordiums valvaires dès leur surrection (fig. 134 d). Les valves occupent les angles de la cupule du pistil qu'elles

dominant par leurs extrémités libres. Ces dernières se transforment plus tard en styles portant deux ou plusieurs *stigmata* qui sont donc de provenance valvaire. Ces observations confirment celles de PAYER (1857). La placentation pariétale est celle qui a été à l'origine de la théorie du polymorphisme carpellaire chez les Papavéracées.

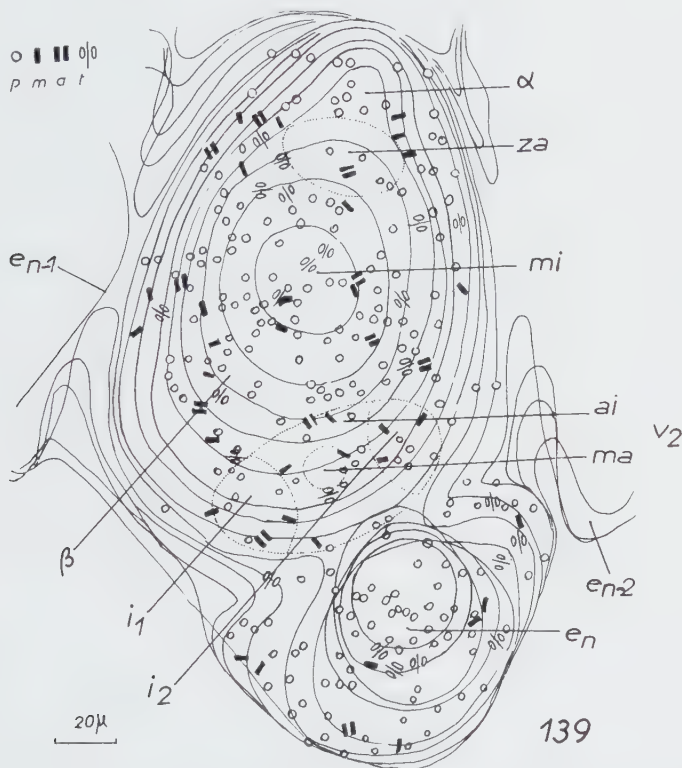


FIG. 139. — Répartition homogène des mitoses dans un apex *mi* du *D. intermedia* au début du passage à l'état interflorescentiel. Relevé des mitoses dans des coupes transversales superposées. α , β , initiums bractéaux successifs. Initium gemmaire végétatif v_2 très actif, formé à l'aisselle de la dernière ébauche foliaire en ; i_1 et i_2 ses deux premiers initiums foliaires; ai et ma , son anneau initial et son méristème d'attente. p , m , a , t , mêmes notations que précédemment.

d. — FAITS EN FAVEUR DE LA NATURE CARPELLAIRE DU PISTIL CHEZ LE DROSERA. — Il n'est pourtant pas besoin de cette théorie (carpelles semi-solides de SAUNDERS, 1925), combattue par BUGNON (1926), pour expliquer la structure de l'ovaire du *Drosera* dont les valves, naissant d'abord libres, peuvent être assimilées à des carpelles comme l'a fait PAYER. L'hypothèse de cet auteur se trouve justifiée chez le *Drosera* par les faits suivants :

1. Les primordiums carpellaires naissent très proches les uns des autres, ce qui déterminerait la fusion de leurs bords devenus fertiles, comme dans certaines sporophylles de Gymnospermes.

2. L'existence de *carpelles doubles dépourvus de placenta médian*, provenant de la fusion plus prononcée de deux carpelles voisins. La vascularisation seule montre l'existence de valves soudées ou valve double (deux faisceaux valvaires au lieu d'un et pas de faisceau placentaire).

Comme pour une feuille double, le carpelle double correspondrait à un rétrécissement apical accompagnant un ralentissement de l'activité

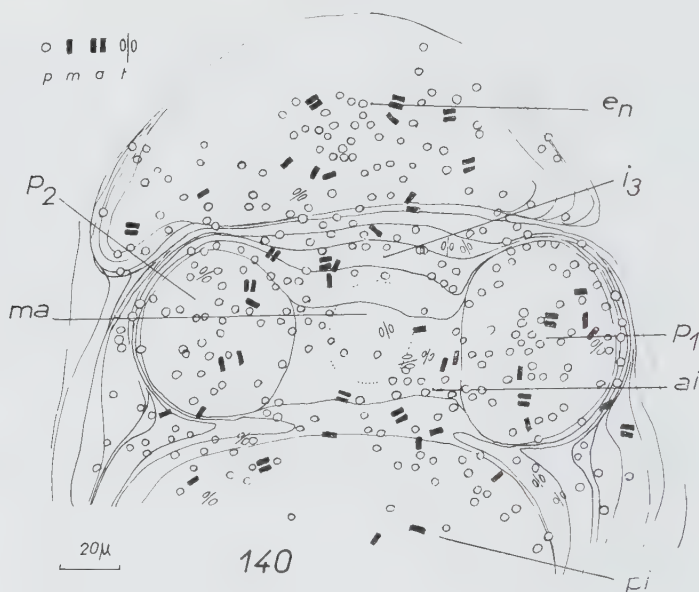


FIG. 140. — Relevé des mitoses dans 9 coupes transversales superposées du jeune point végétatif secondaire v_2 du *D. intermedia*. p_1 et p_2 , 2 premiers primordiums foliaires pas tout à fait opposés; probablement initium i_3 . Anneau initial ai très actif, presque homogène et méristème d'attente ma . p , m , a , t , mêmes notations que précédemment.

apicale. Ce ralentissement peut se traduire non seulement par la soudure plus complète de deux valves, mais également par la suppression d'une valve (3 ou 4 au lieu de 5).

Remarque. — Des fleurs tardives formées en automne présentent parfois des anomalies portant sur le caractère plus végétatif des sépales, ce qui suggère leur origine foliaire. Les sépales sont alors des feuilles fonctionnelles à tentacules de moins en moins nombreux.

e. — ONTOGÉNÈSE DES GRAINS DE POLLEN ET DES OVULES. — Cette étude a déjà été faite par TARA BAI V. PATANKAR (1956) sur le *D. burmanni* du point de vue histologique. Il n'y a rien de particulier pour le *D. rotundifolia*.

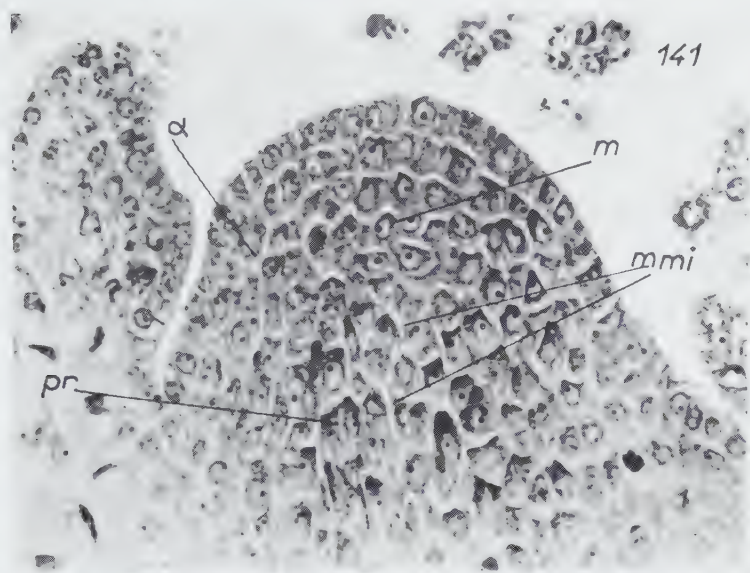


FIG. 141. — Apex du *D. intermedia* au début de l'individualisation du manteau méristématique *m*, après la différenciation du méristème médullaire inflorescentiel *mmi*. Répartition encore homogène des ARN dans *m*, même à l'aisselle de la bractée α . Coupe longitudinale axiale. (Méthode de BRACHET.)

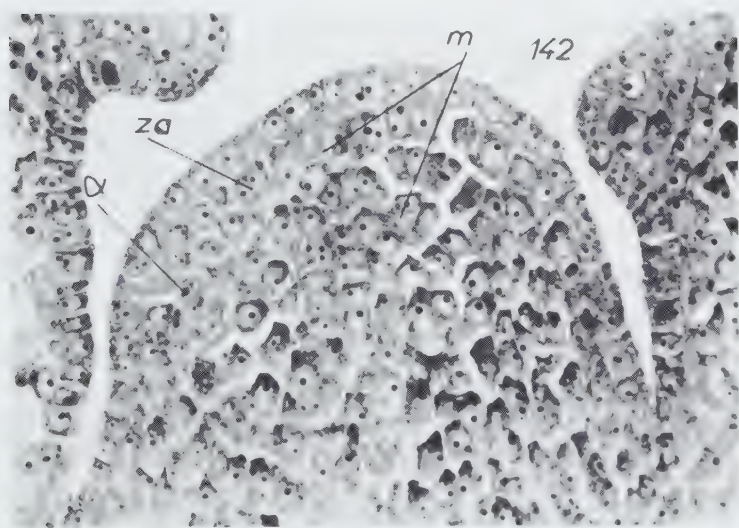


FIG. 142. — Microphotographie d'un apex du *D. intermedia* lors du passage à l'état inflorescentiel. Différenciation de la zone axillaire *za* à la bractée α , marquée par une richesse moindre des cellules en ARN que l'apex *m*. Coupe longitudinale axiale passant par α . (Méthode de BRACHET.)

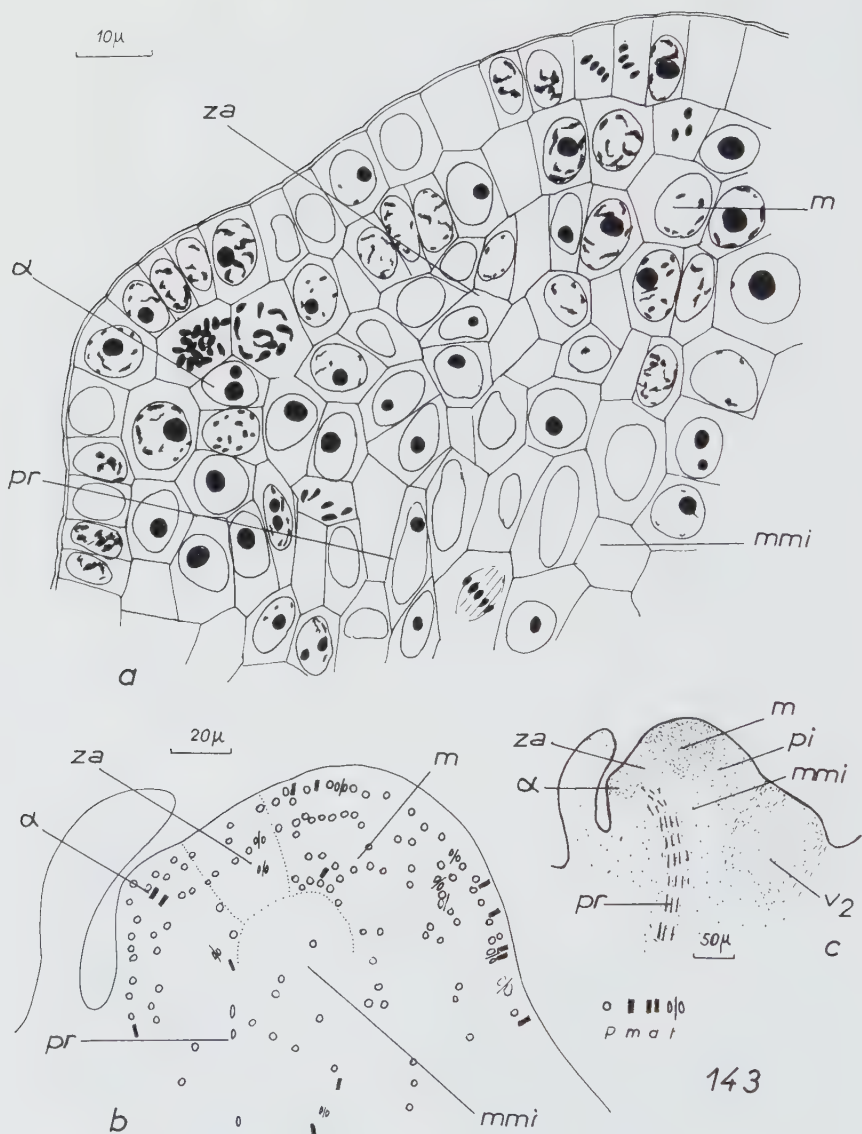


FIG. 143. — *Idem*. a) Coupe longitudinale, presque sagittale par rapport à la bractée α . Zone axillaire za à nucléoles très petits. b) Relevé des mitoses dans les coupes voisines superposées. Zone axillaire za , moins active surtout dans le corpus. c) Schéma de la zonation. m , manteau méristématique; mmi , méristème médullaire inflorescentiel; pr , procambium inflorescentiel de α . (Navachine-Hématoxyline.)

B. — ÉTUDE DE *DROSER A INTERMEDIA*

1° *Passage à l'état inflorescentiel*. — a. — L'INTENSIFICATION DES MITOSES. — Comme chez le *D. rotundifolia*, l'intensification des mitoses apicales, tant latérales qu'axiales, marque la croissance propre de

l'apex en largeur et en hauteur. L'activation de l'anneau initial et de la partie axiale basale du *corpus* contribue à la formation du *péduncule inflorescentiel*. A cette activité se joint celle du haut du méristème médullaire dont les cellules allongées subissent des divisions répétées. Cette activation s'étend au méristème d'attente qui va se transformer en *méristème inflorescentiel* (fig. 136 a). La répartition des mitoses

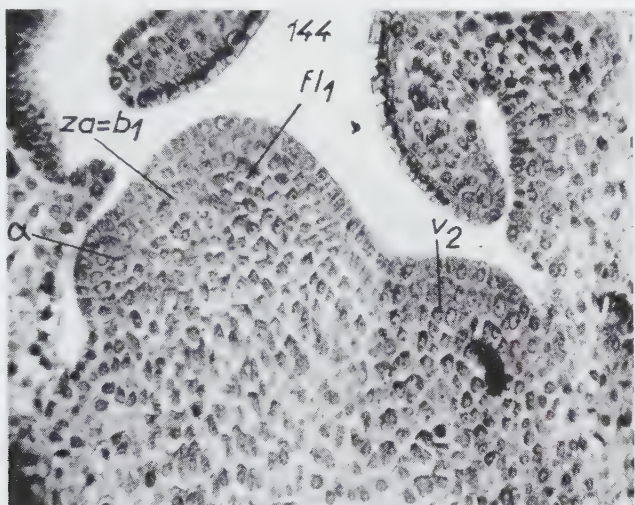
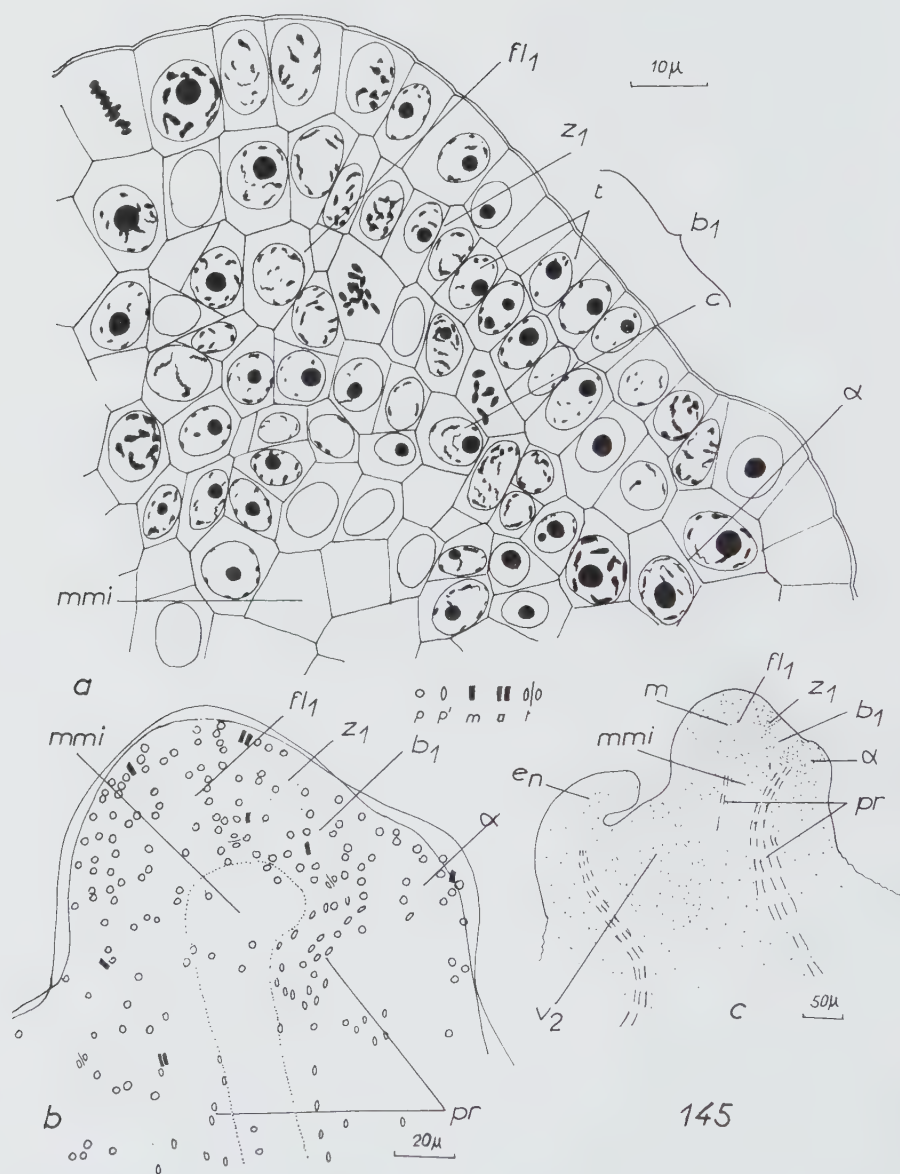


FIG. 144. — Microphotographie d'un apex du *D. intermedia* au début de l'enrichissement en ARN de la zone axillaire *za* de la bractée *a*, se transformant en initium gemmaire *b*₁. *za*, encore nettement moins riche en ARN que l'initium floral *fl*₁. Enrichissement en ARN de *za* plus sensible sur les bords et la partie basale du manteau *m*. Coupe longitudinale sagittale. (Méthode de BRACHET.)

devient rapidement quasi homogène dans tout l'apex (fig. 137 et 139), tandis que la croissance se ralentit parfois dans le dernier primordium foliaire.

b. — LES PHÉNOMÈNES DE DÉDIFFÉRENCIATION. — Ces phénomènes sont particulièrement sensibles dans le *méristème d'attente* et la *partie axiale basale du corpus* touchant le méristème médullaire (pl. XVII, fig. 1 et 2). Le diamètre des nucléoles augmente de 1,8 à 2,5 et 3 μ . Les vacuoles diminuent de volume, les tannins de l'assise épidermique régressent en ne formant plus que de fines granulations sur les fixations de Regaud. Mais les cellules apicales axiales subissent ces transformations les dernières. Les plastes amylières y régressent aussi à l'état de proplastides; le chondriome devient plus fin et plus abondant. Le cytoplasme, plus dense, se colore plus intensément par les colorants.

En même temps, *tout l'apex s'enrichit en acides ribonucléiques*. Cet enrichissement est marqué par une *coloration plus intense à la Pyronine* par la méthode de Brachet. La coloration est d'abord plus intense

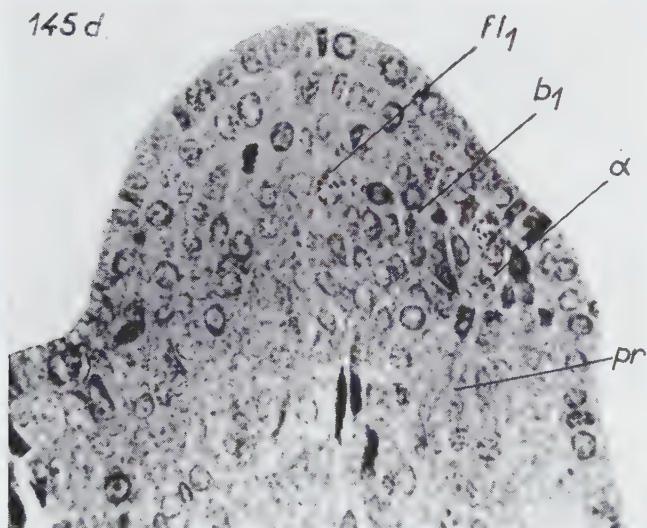


145

FIG. 145. — Premier initium gemmaire apical b_1 de l'inflorescence du *D. intermedia*. a) Coupe longitudinale sagittale par rapport au primordium bractéal α . b) Relevé des mitoses dans 4 coupes longitudinales voisines. Divisions dans le corpus c , moins épais que celui de l'initium floral fl_1 , et dans la tunica t . p , m , a , t , prophase, métaphase, anaphase, télophase. c) Schéma. m , manteau méristématique; mmi , méristème médullaire inflorescentiel; pi , pédoncule inflorescentiel; pr , procambium inflorescentiel. d) Microphotographie correspondante. (Nava-chine-Hématoxyline.)

au niveau des deux derniers primordiums foliaires, bien que le méristème d'attente soit déjà plus coloré, puis elle s'homogénéise (fig. 138).

C. — ONTOGÉNÈSE D'UN OU DE DEUX BOURGEONS AXILLAIRES VÉGÉTATIFS A DÉVELOPPEMENT RAPIDE. — Dans un apex au moment du passage à l'état inflorescentiel, une zone axillaire *zan* moins méristématique existe déjà à l'aisselle du dernier primordium foliaire *pn*



de pas plus de 5 μ de haut, les cellules de la base étant les moins méristématiques (fig. 136 b). L'existence de cette zone axillaire bien moins active (fig. 136 a) crée une dissymétrie de l'apex : la zone axillaire forme un « *plan incliné* » tandis que le restant de l'apex se bombe. La *régénération très précoce* à l'aisselle de la dernière feuille a donc déjà eu lieu lors de son initiation. On reconnaît cette zone, à l'aisselle du primordium comme dans l'apex végétatif, à ses bandes de cellules à petits nucléoles, de 1 à 1,5 μ de diamètre (fig. 136 b), alors que les nucléoles des cellules voisines atteignent ici souvent 3 μ . Sa richesse en ARN diminue (fig. 138).

Quand le dernier primordium foliaire subit la différenciation ventrale et atteint 20 μ de haut, sa zone axillaire précédente présente déjà les phénomènes de dédifférenciation des bourgeons axillaires et forme un petit point végétatif *v₂* de 30 à 50 μ de long (fig. 137) et 70 μ de profondeur à la base de l'apex inflorescentiel. L'apex principal est déporté encore plus sur le côté. Les nucléoles grossissent et des mitoses ont lieu surtout à la périphérie ébauchant un anneau initial précoce : comme chez le *D. rotundifolia*, la *zonation de l'apex secondaire* apparaît

dès sa naissance. Quant l'ébauche e_n atteint $40\ \mu$ de haut, les deux premières feuilles de l'apex secondaire apparaissent déjà dans l'anneau initial (fig. 139, i_1 et i_2) où les mitoses sont généralement très nombreuses, bien que réservant un méristème apical axial un peu moins

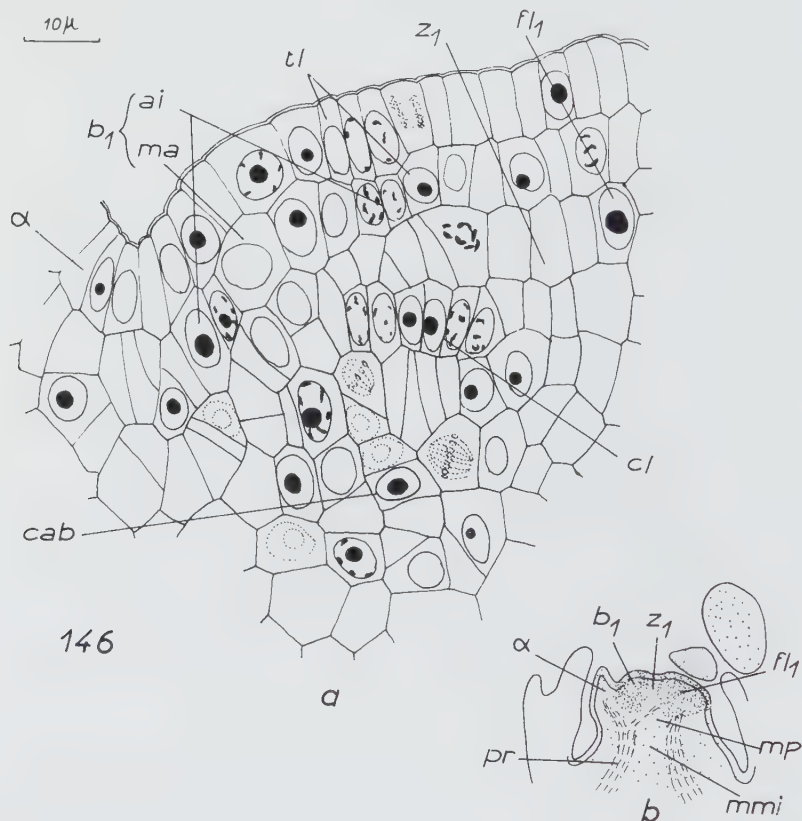


FIG. 146. — Primordium gemmaire inflorescentiel b_1 du *D. intermedia*, formé à l'aisselle de la bractée α . **a**) Coupe longitudinale. Aspect de shell-zone, dû à l'accentuation des mitoses de la partie latérale cl et axiale basale cab du corpus, et de la partie latérale fl de la tunica. Grossissement des nucléoles de ces régions, comme lors du passage inflorescentiel. ma , méristème d'attente très réduit; z_1 , zone intercalaire peu active; fl_1 , premier primordium floral; mp , massif parenchymateux. **b**) Schéma de la zonation. (Regaud-Hématoxyline.)

actif (fig. 139 et 140). Ce phénomène est en liaison avec une *croissance rapide du méristème apical* pourtant encore végétatif. La base du *corpus* se transforme en méristème médullaire et constitue un diverticule du parenchyme médullaire principal.

2° *Ontogénèse de la cyme scorpiöide simple.* — Le manteau méristématique apical, qui dérive principalement du méristème d'attente, s'individualise de la même manière que chez le *D. rotundifolia* quand

le méristème médullaire très étroit du pédoncule inflorescentiel se vacuolise près du sommet. Il a un aspect homogène et des caractères méristématiques accentués déjà décrits (pl. XVII, fig. 1). Le cytoplasme des cellules y est encore uniformément riche en ARN (fig. 141).

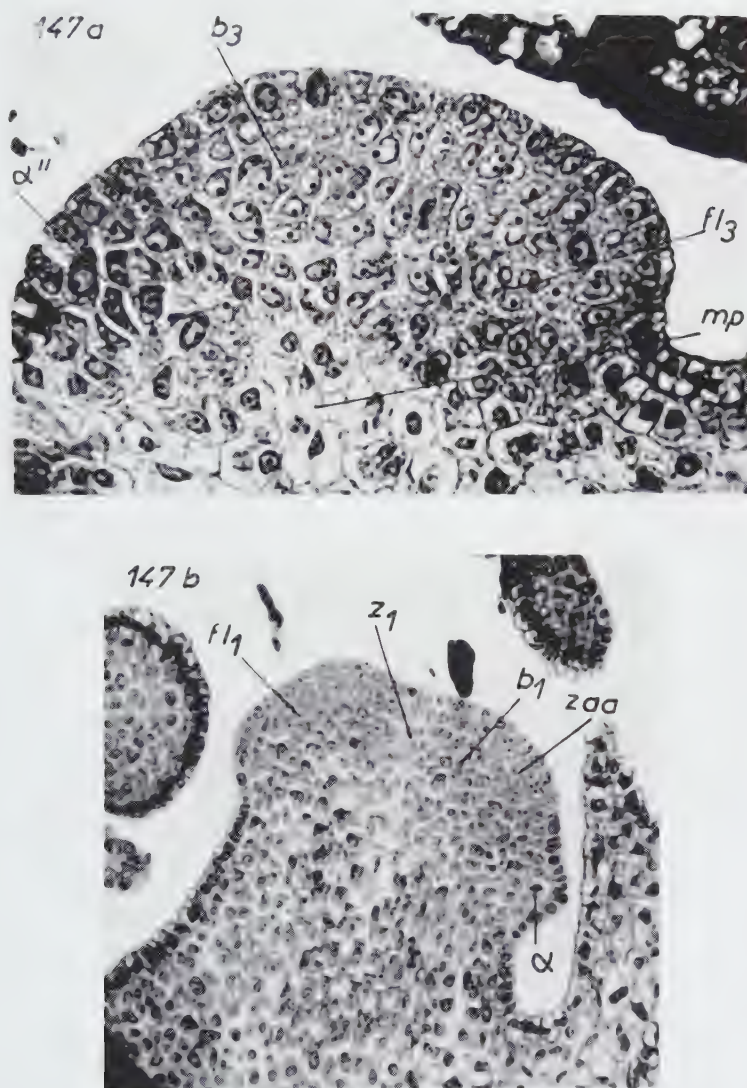


FIG. 147. — Evolution de la répartition des ARN dans le primordium gemmaire de l'inflorescence du *D. intermedia*. a) Zone apicale axiale *zaa* moins colorée que les bords du très jeune primordium gemmaire *b3* en contact avec la bractée α'' et le jeune primordium floral *fl3* beaucoup plus coloré. b) Primordiums *b1* et *fl1* quasi homogènes. Mais *b1* apparaît au début du passage inflorescentiel avec encore une petite zone apicale axiale *zaa* légèrement moins colorée, entourée d'une zone latérale et basale plus colorée. Zone intercalaire *z1* très peu riche en ARN.

a. — DÉBUT DE DIFFÉRENCIATION AXILLAIRE. — A un stade un peu plus avancé, les cellules de la région axillaire au jeune primordium bractéal α subissent des phénomènes de différenciation. Elles forment

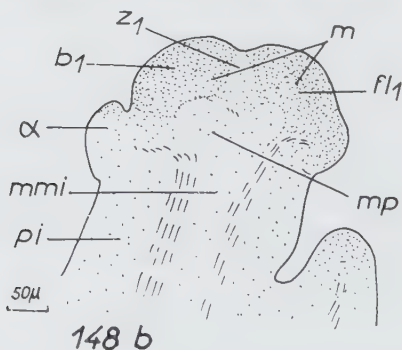
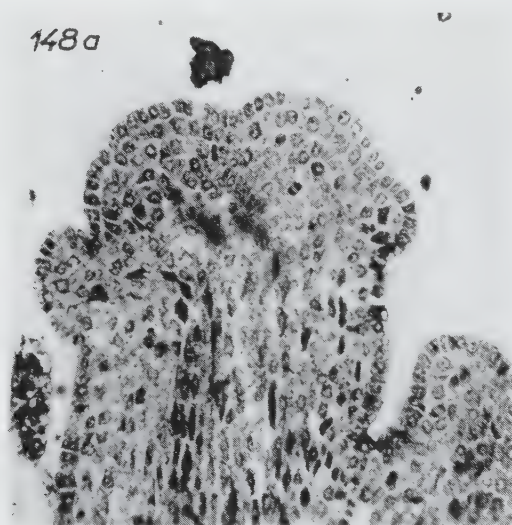


FIG. 148. — Formation du manteau méristématique homogène du primordium gemmaire b_1 comme dans le primordium floral fl_1 ; mmf , méristème médullaire floral; mmi , méristème médullaire inflorescentiel; mp , massif parenchymateux. a) Coupe longitudinale. b) Schéma correspondant. (Navachine-Hématoxyline.)

une zone z_a , moins riche en ARN cytoplasmiques et nucléolaires (fig. 142). Le manteau méristématique paraît moins épais, la différenciation montant plus haut au sein du *corpus* (fig. 143 c). Les nucléoles sont plus petits, de 1 à 1,5 μ de diamètre seulement, contrastant avec ceux de la zone apicale de 2,5 à 3 μ (fig. 143 a). Les cellules sont assez étroites et disposées en files irrégulières formant quatre à six rangées transversales et facilement reconnaissables comme dans la zone axillaire végétative. Les mitoses sont peu fréquentes (fig. 143 b et c). La différenciation est un peu plus poussée que chez le *D. rotundifolia*, avant la reprise de l'activité axillaire.

b. — INITIATION GEMMAIRE. — Il est difficile de saisir le moment de cette reprise d'activité, car elle est peu sensible au début. Sur la microphoto 144, la richesse en ARN semble avoir un peu augmenté surtout dans les régions en contact avec la bractée ou le méristème floral. On trouve

quelques nucléoles plus gros (1,7 μ de diamètre) et des mitoses. Puis les mitoses deviennent plus nombreuses et les nucléoles grossissent davantage (1,8 à 2 μ). L'initium gemmaire est alors mieux défini (fig. 145 a, b et c, b_1). Il lui correspond un allongement dissymétrique de l'apex du côté de la bractée, dû, comme lors de la formation de v_2 , à une croissance moindre de la zone axillaire de l'apex inflorescentiel.

C'est ce que BERSILLON (1958) appelle « *plan incliné* » dans un apex inflorescentiel différent (grappe), formant un bourgeon axillaire floral chez le *Reseda lutea*. PHILIPSON (1947) l'avait déjà remarqué pour l'inflorescence du *Dahlia gracilis*. L'initium gemmaire comprend deux assises tunicales au-dessus d'un *corpus* encore peu épais. Une zone apicale axiale moins active se précise bientôt.

c. — PRIMORDIUM GEMMAIRE. — Lors de la formation du primordium gemmaire, le bombement de l'apex a lieu en effet grâce aux divisions périclinales du *corpus*, mais aussi aux nombreuses mitoses latérales (fig. 146 a et b). Le primordium gemmaire b_1 s'entoure d'une *shell-zone* produite par les cellules périphériques plus étroites et plus actives et dont les divisions gagnent quelques cellules bractéales. L'existence d'une *zone latérale plus active* est aussi mise en évidence par sa coloration plus intense à la Pyronine dénotant une concentration légèrement plus grande en ARN (fig. 147 a). Le primordium floral est au contraire coloré uniformément et d'une manière intense. La différenciation des cellules du bourgeon axillaire atteint donc d'abord davantage les cellules latérales (pl. XVII, fig. 1) où les nucléoles sont d'abord plus gros (fig. 146 a).

L'aspect de *shell-zone* disparaît rapidement par suite de l'activité axiale croissante du bourgeon, *comme au moment du passage à l'état inflorescentiel* de l'apex primaire. Le primordium gemmaire n'en diffère que par l'absence provisoire de croissance intercalaire prononcée du futur pédoncule floral (fig. 148 a et b). La répartition des ARN y devient quasi homogène (fig. 147 b).

3° *Ontogénèse de la cyme double*. — Elle est plus facile à étudier chez le *D. intermedia*. Ses bourgeons apicaux sont légèrement moins précoces et plus facilement décelables aux premiers stades de développement : présence d'une zone axillaire moins méristématique à l'aspect souvent feuilleté, précédant la formation d'une petite *shell-zone*. D'autre part, les cymes doubles sont plus fréquentes chez le *D. intermedia*.

Dans une cyme double, le méristème apical initie successivement deux bractées α et β et deux bourgeons axillaires b_1 et b'_1 avant de se transformer en méristème floral.

Au début, β ne se distingue guère du sépale s_1 que par son initiation précoce (fig. 137 et 139), et non par sa position (voir plus haut). Mais β se distingue de α dont la position est fixe, que la cyme soit simple ou double. β est une bractée supérieure car elle se forme après α dont elle diffère par un développement moindre (fig. 115 et 116). En outre, elle peut être stérile ou fertile.

Quand β est fertile, la zone axillaire moins active za est de formation moins précoce (fig. 115) que celle de α (pl. XVII, schéma 2). Il en est de même pour le développement de la *shell-zone* (fig. 116) et du bourgeon inflorescentiel secondaire b'_1 (fig. 149, 150 et 151). Le nombre de

ramifications successives de b'_1 reste inférieur à celui du premier b_1 . Sur la figure 116, b'_1 ne possède qu'un début de shell-zone, tandis que b_1 s'est transformé en fl_2 et en b_2 à l'aisselle d'une nouvelle bractée α' . Sur la figure 149, b'_1 s'est développé en un point inflorescentiel secondaire allongé; par contre, b_1 possède déjà en plus de la fleur 2 et de b_2

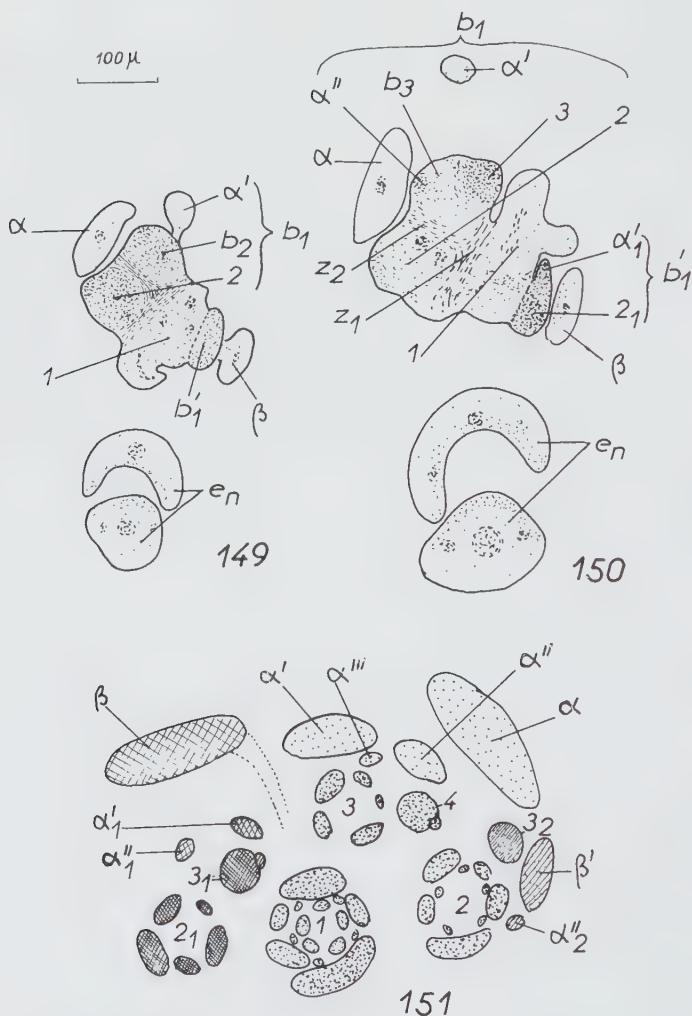


FIG. 149, 150, 151. — Formation de cymes scorpioïdes doubles, à un ou plusieurs échelons. Coupes transversales schématiques. Bourgeon axillaire b'_1 formé à l'aisselle de la bractée supplémentaire β , supérieure à α , au stade homogène (fig. 149) ou un peu plus tard avec l'initium bractéal α'_1 et l'initium floral 2_1 (fig. 150); bourgeon axillaire de la bractée α (à fleurs 2 et 3) de développement plus rapide que celui de β (à fleur 2_1 seulement).

FIG. 151. — Schéma de reconstitution de la cyme principale (1, 2, 3, 4 et $\alpha, \alpha', \alpha'', \alpha'''$) doublée au niveau des fleurs 1 (cyme : 2, 3, α'_1 et α''_1) et 2 (cyme : 3, α''_2) avec bractées supplémentaires β et β' (voir interprétation de cette inflorescence, FAVARD, 1958, fig. 5).

une nouvelle bractée α'' (initium non visible sur la coupe). Si α est ici nettement plus développé que β , b_1 est ici plus développé que b'_1 . Ce dernier initie bientôt une bractée α'_1 et une protubérance florale 2_1 (fig. 150), tandis que b_1 se développe encore davantage (fleurs 2 et 3). Ainsi apparaît une *cyme scorpioïde supplémentaire moins développée que celle formée à l'aisselle de α* . Il en est de même sur la figure 151 où la cyme est également double au niveau de la fleur 2.

D'autre part, le développement de b'_1 peut être assez lent par rapport à celui de la fleur terminale fl_1 (fig. 149). Et pourtant, la formation de b'_1 retarde sensiblement le développement de cette dernière (comparer la figure 114 avec 115 et 116). Habituellement, fl_1 forme s_1 au début de la surrection de b_1 (fig. 114). En présence de b'_1 , fl_1 ne forme s_1 que quand b_1 s'est déjà transformé en fl_2 et b_2 (fig. 116). Le retard au développement de b'_1 pourrait s'expliquer par une initiation gemmaire plus tardive, après une différenciation plus poussée à l'aisselle de β (fig. 115). Des fixations cytologiques supplémentaires seraient nécessaires pour mieux la mettre en évidence.

Remarque. — L'ontogénèse de la fleur et des pièces florales ne présente pas de particularités importantes chez le *D. intermedia*.

V. — CONCLUSION

Au cours de la transformation du point végétatif en méristème *inflorescentiel et floral*, le *fonctionnement plastochronique qui caractérise l'état végétatif disparaît*. La transformation est due à l'activation du méristème d'attente d'une part, à celle de l'anneau initial et de la partie axiale basale du *corpus* initiant le méristème médullaire d'autre part. Le premier contribue surtout à la formation du méristème inflorescentiel, les seconds à celle du pédoncule inflorescentiel, sans qu'on puisse d'ailleurs établir de limites nettes entre les zones. L'activation du méristème d'attente transforme ce méristème, et peut-être une partie de l'anneau initial, en un *manteau méristématique d'abord homogène, qui se perpétue dans chaque méristème floral*. Mais au préalable, une *dissymétrie de croissance du manteau méristématique* crée un méristème inflorescentiel qui va construire une cyme unipare scorpioïde, simple ou double.

Le fonctionnement du méristème inflorescentiel n'est que *rythmique* : le partage en deux (ou en trois) de l'apex ne se fait qu'après *un ralentissement de la croissance de la zone axillaire bractéale* (ou des zones axillaires bractéales) *qui s'active ensuite entièrement* avant de se partager d'une manière semblable à la précédente. De sorte que ce mode de ramification de l'apex inflorescentiel est *précédé de la différenciation commençante* d'une zone axillaire bractéale et est *suivi de sa dédifférenciation*, comme lors de la formation d'un bourgeon

axillaire végétatif précoce. Le développement de ce bourgeon inflorescentiel est seulement plus rapide chez le *D. rotundifolia* que chez le *D. intermedia* dont le bourgeon inflorescentiel est de formation moins précoce. Ces résultats confirment donc l'interprétation morphologique de l'inflorescence de *Drosera* (cyme unipare scorpioïde) faite par EICHLER (1875).

Le ralentissement de la croissance du manteau méristématique floral tend à établir une zone apicale axiale moins active, en particulier avant l'initiation du pistil, rappelant la zonation apicale à la fin du stade végétatif, comme chez certaines Capparidacées (MOUSTAPHA HADJ-MOUSTAPHA, 1958).

CHAPITRE VII

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Après avoir traité des différents problèmes que pose l'étude de l'évolution de l'ontogénèse apicale chez le *Drosera*, nous sommes maintenant en mesure d'examiner les grandes lignes de cette évolution et de les comparer aux travaux antérieurs afin de dégager l'apport de cette étude.

I. — SUR LA GENÈSE DES MÉRISTÈMES APICAUX

L'apex qui vient de se construire a *une organisation plus ou moins évoluée*, suivant qu'il provient de la segmentation d'une ou plusieurs cellules produisant un massif cellulaire peu important (embryon, bourgeon néoformé) ou directement d'un massif cellulaire plus important (bourgeons axillaires). Dans le premier cas, l'organisation de l'apex, d'abord rudimentaire, se précise d'une manière assez lente et progressive.

A. — LES MÉRISTÈMES APICAUX EMBRYONNAIRES OU NÉOFORMÉS

1° Les deux modes de formation des méristèmes apicaux primordiaux. — Chez le *Drosera*, le mode de formation des méristèmes apicaux primordiaux est différent selon qu'ils proviennent d'une cellule-œuf (embryogénèse) ou d'une ou de deux cellules adultes, différenciées (bourgeonnement pétioleaire).

Ainsi, l'établissement de l'organisation apicale embryonnaire lors de la formation de la graine se fait d'une manière beaucoup plus régulière que lors du bourgeonnement pétioleaire. SOUEGES (1936) a pu établir des filiations entre la cellule sommitale (1) de l'embryon réduit à quelques cellules et le méristème apical (ou partie cotylée 1). Nous n'en avons trouvé aucune dérogation malgré le grand nombre de graines examinées. Il en serait de même pour nombre de petits embryons. Ces faits, chez le *Drosera*, montrent *une spécialisation cellulaire extrêmement précoce* qui semble préluder à l'organogénèse embryonnaire. Elle s'accompagne, lors de la naissance des apex, de la *formation d'assises régulières* (deux assises tunicales pour l'épi-

physe) dont on peut établir les filiations à partir de cellules de position déterminée dans l'embryon sphérique.

Dans le bourgeon néoformé, les cellules ne sont pas aussi rigoureusement déterminées. Ce n'est qu'au cours de la prolifération que l'organisation apicale se dessine, l'apex occupant une position plus ou moins médiane dans la ou les cellules-mères du bourgeon. L'assise épidermique ne provient pas, comme chez l'embryon, de la division de quelques cellules de surface. Elle s'individualise assez tardivement à mesure que les divisions périclinales superficielles cessent plus vite sur les bords que dans la partie axiale plus active. La deuxième assise tunicale ne s'individualise que beaucoup plus tardivement, à partir du corpus central.

Ce dernier mode de formation apicale rejoint celui du *Cichorium* (BUVAT, 1945) pour les apex néoformés, mais également ceux du *Juglans* (NAST, 1941), du *Pisum* (REEVE, 1948) et du *Phlox* (MILLER et WETMORE, 1945), pour les apex embryonnaires. Cette détermination moins rigoureuse est étrangère à toute idée de *préformation*, comme l'a déjà noté BUVAT. Il semblerait par la suite justifié de bannir aussi cette idée dans le cas de détermination plus rigoureuse des organes embryonnaires.

2° *L'organisation rudimentaire et les phénomènes de différenciation.*

— Dans les deux cas, les méristèmes apicaux ont à l'origine une organisation *rudimentaire* : petit méristème subterminal, coiffé de quelques cellules hypophysaires, dans l'apex radiculaire; deux assises tunicales seulement dans l'apex caulinaire de l'embryon; une seule assise tunicale et un corpus chez le bourgeon néoformé — mais pas de méristème médullaire, ni souvent de procambium. Les apex sont alors réduits à un très petit nombre de cellules. Ces faits sont certainement en rapport avec *l'apparition très précoce des phénomènes de différenciation*, déjà dans l'embryon allongé et l'embryon sphérique lors de l'individualisation du suspenseur et de l'hypophyse, puis au stade de l'embryon aplati, dans l'axe primordial et l'apex à peine ébauchés, avant même la formation du méristème radiculaire. Ces phénomènes se traduisent par *la formation de plastides, la vacuolisation*, et surtout par *la réduction généralisée de la production d'ARN cytoplasmiques et nucléolaires*. Ils se manifestent également lors de l'embryogénèse du *Lens culinaris* (RONDET, 1957) (1). Ils conduisent, mais plus rapidement pour le *Drosera*, à la maturation de la graine.

L'antagonisme entre les phénomènes de dédifférenciation qui président à l'ontogénèse de l'apex après sa formation, lors de l'initiation cotylédonnaire ou foliaire et de la régénération, et ceux de différenciation cellulaire ou tissulaire très précoce, maintient, lors de l'embryogénèse ou au début de la germination, des apex très réduits. D'où l'évolution lente de leur organisation.

(1) La réduction des ARN nucléolaires seule est envisagée par cet auteur (réduction de la taille des nucléoles).

3° *Polarité apicale*. — a. — ÉTABLISSEMENT D'UNE POLARITÉ MÉRISTÉMATIQUE APICALE AXIALE AVANT LA MANIFESTATION DE L'ACTIVITÉ FOLIAIRE LATÉRALE. — Au cours de l'embryogénèse comme lors du bourgeonnement pétioilaire, l'activité latérale foliaire, bien qu'extrêmement précoce, ne se manifeste qu'après la mise en place d'un *apex primordial caulinaire réduit*. La région apicale axiale apparaît alors comme un pôle méristématique. Il semble en être également ainsi chez l'embryon de *Lens culinaris* (RONDET, 1957, 1958) ou chez les bourgeons néoformés tels que ceux de *Cichorium intybus* (BUVAT, 1945). M^{me} CHAMPAGNAT (1951) n'en parle pas pour les bourgeons hypocotylaires néoformés de *Linaria*, qui ont dès le début une organisation assez évoluée rappelant celle des bourgeons axillaires.

b. — MAINTIEN DU PÔLE MÉRISTÉMATIQUE APICAL ET ORGANOGÉNÈSE FOLIAIRE. — Le maintien des caractères méristématiques des cellules de la région apicale pourrait provenir, comme le pensent certains auteurs (BUVAT, 1952; LANCE, 1958...), des centres d'induction prolifératrice foliaires.

Lors des premiers stades de développement du *Drosera*, ces centres foliaires sont peu importants (cas des cotylédons ainsi que des premières feuilles); les phénomènes de dédifférenciation qui régissent l'initiation de ces organes latéraux sont alors restreints par les phénomènes de différenciation portant surtout sur la formation des plastes amyli-fères ou chlorophylliens et la vacuolisation, et parfois sur la synthèse réduite d'ARN (cotylédons). Les cellules apicales axiales sont, dans ce cas, très peu actives, en particulier lors de la formation des cotylédons. Elles ne conservent leurs caractères méristématiques qu'en ce qui concerne le chondriome et les vacuoles, mais non leur richesse en ARN, relativement réduite, ni la grosseur des nucléoles. Elles s'activent après la formation de la première feuille, centre de prolifération un peu plus important, et la structure de l'apex tend à devenir plus homogène. Ces faits vont donc dans le sens de l'hypothèse précédente.

Mais il n'en est pas ainsi lors de la formation des *écailles foliaires* dans le bourgeonnement pétioilaire. L'apex peut alors avoir une croissance très active, malgré la prolifération réduite de ces centres où les phénomènes de différenciation sont plus poussés. On peut se demander si ces écailles ne sont pas, à l'origine, des apex en voie d'avortement, pouvant provenir de la ramification de l'apex principal.

Après l'initiation de la deuxième feuille, la polarité apicale devient parfois plus complexe, par suite de l'*activité intermittente des cellules apicales axiales*: en fin de régénération, ces dernières ont tendance à devenir moins actives que les cellules latérales et, par suite, moins méristématiques. Ainsi peut s'ébaucher une *zonation provisoire*, due au fonctionnement plastochronique. Dans les *apex en croissance plus rapide*, la structure histologique de l'apex reste cependant *plus homogène*.

4° *Les propriétés histogènes des cellules apicales axiales.* — Les premières cellules apicales axiales de l'embryon sphérique ou du bourgeon néoformé ont des propriétés histogènes, car elles participent à la *construction des futurs soubassements foliaires*. Ces propriétés sont conservées dans leur descendance au pôle méristématique; mais, comme nous venons de le voir, elles ne posséderaient ces propriétés que grâce, semble-t-il, à l'impulsion mitotique provenant de l'organogénèse foliaire, et aussi à cause de *l'extrême réduction de l'apex*, ne permettant pas encore l'établissement d'une zonation. Il ne semble donc pas possible de les qualifier de « cellules initiales », d'autant plus que ces cellules n'ont pas forcément une position fixe, pouvant être plus ou moins intégrées à l'organogénèse foliaire.

Au cours de la germination, les cellules apicales axiales participent également à la *construction du corpus* et à *l'individualisation d'une deuxième assise tunicale définitive*, réalisant ainsi le passage de l'organisation primordiale à l'organisation juvénile un peu plus évoluée.

D'autre part, dans la racine séminale, des cellules apicales axiales (hypophysaires internes) peuvent participer à l'élaboration de la coiffe et de l'écorce, quand la racine n'avorte pas.

5° *Validité de la théorie des « histogènes ».* — La théorie des « histogènes » de HANSTEIN ne paraît pas pouvoir s'appliquer à l'organisation primordiale du *Drosera*, pas plus qu'à son organisation juvénile ou adulte comme pour le *Juglans*, le *Pisum* ou le *Phlox*. Cette théorie est pourtant admise par les embryologistes (SOUEGES, 1936; VENKATASUBBAN, 1950; TARA BAI PATANKAR, 1956) qui ont étudié la mise en place des « cellules-mères des histogènes » de l'axe primordial et celle des « initiales apicales » qui, par leur fonctionnement, devraient assurer la construction des « histogènes » de la nouvelle organisation juvénile du *Drosera*. Or, chez le *Drosera*, *il ne peut y avoir trois groupes d'initiales superposées dans l'apex embryonnaire, pas plus qu'il n'y a trois « histogènes » superposés dans l'organisation juvénile*. D'une part, à la germination, la deuxième assise tunicale donne naissance au *corpus*, et participe pendant plusieurs plastochrones à la formation de l'écorce et du cylindre central de la tigelle (dans le bourgeon néoformé, cette deuxième assise est directement remplacée par le *corpus*). D'autre part, les cellules hypophysaires internes ne sont pas seulement à l'origine de l'écorce de la racine mais également à celle de la coiffe. D'ailleurs, même par la suite, quand l'apex comprend deux assises tunicales et un *corpus*, ces derniers ne sont pas équivalents aux « histogènes », comme l'ont montré de nombreux auteurs conformément à la théorie de SCHMIDT (1924), car dès que les cellules méristématiques deviennent assez nombreuses, les limites entre les tissus deviennent moins franches et la descendance des cellules apparaît moins rigoureusement déterminée qu'aux premiers stades embryon-

naires ou germinatifs d'embryons très petits. On ne comprend donc pas pourquoi les embryologistes n'abandonnent pas définitivement la recherche des « trois histogènes ».

B. — LES MÉRISTÈMES AXILLAIRES

1° Leur mode de formation. — Chez le *Drosera*, les méristèmes apicaux des bourgeons axillaires appartenant à des tiges tirent leur origine non de cellules adultes différenciées comme dans les néoformations pétiolaires, mais de la *partie basale, en voie de différenciation de l'anneau initial*. Des phénomènes de dédifférenciation cellulaire président donc néanmoins à leur genèse. C'est le cas des bourgeons axillaires végétatifs ordinaires (rares), ou des bourgeons végétatifs secondaires formés au moment de la transformation de l'apex végétatif principal en apex inflorescentiel. Leur développement, lent dans le premier cas, est rapide dans le second, mais l'apex provient de cellules plus méristématiques; il est *plus précoce*.

Cette évolution est accélérée dans le cas de bourgeons inflorescentiels, que ce soit chez le *D. intermedia* ou chez le *D. rotundifolia* où ces caractères sont les plus accentués.

Malgré leur origine apicale, tous ces bourgeons naissent toujours à partir de cellules ayant subi un début de différenciation axillaire. De sorte que, *quelle que soit leur origine plus ou moins précoce*, la formation de bourgeons axillaires est caractérisée par *des phénomènes de dédifférenciation faisant suite à des phénomènes de différenciation*.

Ainsi, les néoformations de bourgeons ne seraient qu'un cas extrême où les phénomènes de dédifférenciation sont très poussés par suite de la différenciation achevée des cellules dont les bourgeons tirent leur origine. Les bourgeons hypocotylaires de *Linaria* étudiés par M^{me} CHAMPAGNAT (1951) en font partie.

On comprend également que suivant leur formation précoce ou tardive, les bourgeons axillaires aient été interprétés comme de provenance apicale (LOUIS, 1935...) ou comme des néoformations (MAJUMDAR, 1942), alors que ce ne sont que des degrés différents d'un même processus.

2° Leur organisation. — L'organisation primordiale des bourgeons axillaires dépend de l'état initial des massifs cellulaires dont ils sont issus.

Ainsi, lors de la formation des bourgeons de la phase végétative de l'apex primaire, ce massif cellulaire est peu important et ses caractères méristématiques sont atténués. La dédifférenciation qui accompagne le regain de prolifération s'accuse dans la région axiale. *Le méristème apical nouveau est peu évolué et ne comprend pas encore d'anneau initial*.

Lors de la phase pré-inflorescentielle de l'apex primaire, le massif

initial est plus étendu et ses caractères méristématiques sont moins atténués. La prolifération apparaît dès le début plus importante sur les bords qu'au centre. *L'anneau initial s'établit en même temps que l'apex*. L'organisation apicale est d'emblée évoluée.

Enfin, lors de la formation des bourgeons apicaux inflorescentiels, le massif cellulaire initial conserve une organisation plus poussée (*tunica* et *corpus*) et des caractères méristématiques plus accentués. L'apex nouveau acquiert une organisation plus évoluée encore, pré-inflorescentielle (*D. intermedia*) ou directement inflorescentielle (*D. rotundifolia*).

La gradation précédente permet donc d'interpréter les bourgeons inflorescentiels comme des bourgeons axillaires plus évolués. D'où son importance dans l'étude des inflorescences en cymes (voir plus loin).

II. — SUR L'ÉVOLUTION DU POINT VÉGÉTATIF

A. — ORIGINE DE L'ANNEAU INITIAL

La zonation typique des points végétatifs n'est atteinte que tardivement chez le *Drosera*.

1° Au début, *l'absence de zonation du point végétatif est due à l'activité prolifératrice de toutes les cellules apicales*. On ne peut d'ailleurs pas définir de « cellules initiales » particulières.

L'activité apicale axiale apparue chez l'embryon se maintient au stade juvénile tant que l'apex reste réduit. *L'activité principale* concerne la genèse, qui est latérale, et le développement des feuilles successives. La régénération et la croissance générale de l'apex sont secondaires et intermittentes, de sorte que *l'inertie passagère des cellules apicales axiales en fin de régénération* marque déjà la présence d'un *fonctionnement plastochronique* et l'affaiblissement de l'intensité de prolifération de ces cellules (*zonation provisoire*). Chez l'*Impatiens roylei* (LOISEAU, 1959), cet affaiblissement n'apparaît pas sans doute par suite du fort élargissement apical du début de la germination.

L'absence d'anneau initial à la phase jeune a été signalée chez l'*Aquilegia* (M^{re} ROUGIER, 1955) qui possède également un apex très réduit, et par nous-même chez le *Drosera* (FAVARD, 1955 a). Généralement, dans les apex plus grands, l'établissement de l'anneau initial est signalé dès la germination (BUVAT, 1952; LANCE, 1958; LOISEAU, 1959, mais seulement à la fin de la germination; M^{re} MAGIN, 1960). RONDET décrit l'apparition de l'anneau initial chez les embryons du *Lens culinaris* (1958), du *Myosurus minimus* (1961) et d'*Alyssum maritimum* (1962), lors de la formation des cotylédons ou des premières feuilles, donc postérieurement à la naissance de l'apex. De sorte que, jusqu'à présent, *l'anneau initial ne s'édifie qu'au cours de l'évolution apicale* et non lors de la genèse de ce dernier.

2° Au cours de l'accroissement du méristème apical, l'activité organogène se localise peu à peu plus latéralement, dans l'*anneau initial* défini par PLANTEFOL, tandis que la zone apicale axiale devient nettement moins active, constituant « un méristème d'attente » selon BUVAT (1952). La localisation latérale des phénomènes de régénération comme l'établissement de l'*anneau initial* sont *progressifs*.

Ainsi, à la fin du stade juvénile, l'*activité axiale du corpus* qui participe à la formation du prodesmogène et à celle du procambium empêche encore la réalisation, vers la base, d'un *anneau initial* typique. C'est une phase intermédiaire où l'*anneau initial est incomplètement formé*, le méristème médullaire étant encore absent. Ce cas est rare chez les Angiospermes. Cependant, les espèces aquatiques ou semi-aquatiques peuvent être dépourvues de méristème médullaire, même à l'état adulte (SAVELKOUL, 1957; M^{me} LANCE et LOISEAU, 1960). D'après Savelkoul, l'apex d'*Elodea densa* posséderait 2 zones, dont une zone distale moins active et une zone proximale très active. Ce serait également le cas du *Callitriche* étudié par M^{me} LANCE et LOISEAU, mais l'*Elodea canadensis* et le *Ceratophyllum demersum* ne paraissent avoir aucune zonation.

Avec l'élargissement plus poussé de l'apex, au stade adulte, la partie axiale basale du *corpus* participe finalement à la construction du *méristème médullaire* par suite de l'écartement des cordons procambiaux. L'activité importante de l'*anneau initial* se distingue alors de celle beaucoup moindre du méristème médullaire. L'*anneau initial est alors typique*, en particulier chez le *D. intermedia* où la croissance en hauteur du méristème médullaire est très réduite, comme habituellement chez les plantes en rosette.

Cette étude évolutive tend à prouver que l'activité de l'*anneau initial* existe dès le début du fonctionnement du point végétatif, la formation de l'*anneau* ne pouvant être réalisée tant que l'apex est trop étroit. Cette unité de toute l'évolution apicale végétative ne semble pas avoir été encore envisagée.

B. — FONCTIONNEMENT APICAL ET RÔLE DE L'ANNEAU INITIAL

L'apex complètement établi doit sa zonation particulière à son mode de *fonctionnement plastochronique* (phénomènes d'initiation et de régénération). Elle est mise en évidence par l'étude de la répartition des mitoses au cours des phases plastochroniques et par l'étude cytologique devenue classique depuis les recherches de BUVAT (1952 et 1955).

Comme chez le *Luzula* (M^{lle} CATÉSSON, 1954), l'*anneau initial* n'a pas une activité homogène. Au cours du fonctionnement apical, l'activité mitotique principale se répartit sur des secteurs d'initiation foliaire et de régénération, séparés par des secteurs de repos relatif. A la différence de *Papaver* (BERSILLON, 1955 b), ces derniers sont restreints et

influencés par les secteurs actifs. Au cours d'un plastochrone, les secteurs actifs sont parcourus par des ondes de mitoses qui semblent provenir des initiums et des jeunes primordiums foliaires, les mitoses étant nettement localisées à l'aisselle de ces primordiums chez le *D. intermedia*. Chez le *D. rotundifolia* dont les feuilles entament davantage l'apex, la régénération paraît se déclencher toutefois avec retard à l'aisselle du jeune primordium. Ces faits, comme chez le *Luzula* ou l'*Impatiens* (LOISEAU, 1959), confirmeraient l'influence de l'organogénèse foliaire sur l'activité prolifératrice dans l'apex et, en particulier, sur la régénération dont elle serait le point de départ. Cette interprétation de l'activité apicale, conforme à celle du BUVAT (1955) et de PLANTEFOL (1947), s'oppose à celle de l'initiation apicale axiale alléguée par GIFFORD (1954), BALL (1955), WARDLAW (1957), etc. Mais des expériences physiologiques s'imposent pour trancher la question.

L'opposition entre la structure apicale embryonnaire ou juvénile et celle de l'apex adulte ne serait que secondaire. Cette opposition provient surtout de l'étroitesse de l'apex embryonnaire ou juvénile, ce qui rapproche de la partie axiale les phénomènes liés à l'organogénèse foliaire.

Cependant, même dans les apex adultes du *Drosera*, du matériel cellulaire est constamment échangé entre l'anneau initial et le méristème d'attente dont les limites ne sont pas nettement établies et varient avec la croissance plus ou moins active de l'apex. Les mitoses assez fréquentes qui ont lieu jusque dans les cellules les plus sommitales permettent à la descendance de ces cellules de s'incorporer peu à peu à l'anneau initial. Toutes les cellules apicales participent donc plus ou moins à l'ontogénèse du point végétatif. Dans les petits points végétatifs du *Drosera*, en fin de compte, les cellules de l'anneau initial peuvent être complètement remplacées par la descendance des cellules de position axiale. Mais ces dernières ne semblent pas pour autant organisatrices.

C. — CROISSANCE EN HAUTEUR ET POINT VÉGÉTATIF

La formation du *corpus* lors de la germination prélude nettement à la croissance en hauteur de la tigelle grâce à ses divisions périclinales. Chez les plantes juvéniles, cette activité prolifératrice d'abord apicale axiale se localise davantage à la base du *corpus* et gagne le prodesmogène axial; chez les plantes adultes, elle atteint le *méristème médullaire* par lequel se poursuit la croissance en hauteur de la tige. Elle s'accompagne de mitoses dans les régions latérales qui forment l'anneau initial du stade adulte.

La participation de ces tissus à l'allongement de la plante est mise en évidence par leur réduction et le nombre très réduit de leurs mitoses chez les plantes *en rosette* aux tiges les plus courtes (*D. intermedia*),

ou, au contraire, par leur croissance et leurs mitoses plus nombreuses dans les plantes s'allongeant dans les Sphaignes.

Ces processus de croissance ne semblent pas avoir été antérieurement étudiés avec précision. VAUGHAN (1952) signale la faible prolifération du méristème médullaire lors de la croissance en rosette de l'*Arabidopsis*. Chez le *Nicotiana* (M^{me} BONNAND, 1956), le méristème médullaire a une participation active à l'allongement de la plante. M^{me} BONNAND note également une certaine intensification de l'activité apicale. A la différence du *Nicotiana* qui s'accroît aussi en largeur, le *Drosera* ne fait que s'allonger, ce qui facilite l'interprétation.

D. — ÉVOLUTION DE L'ANNEAU INITIAL

Quand les conditions sont favorables, l'apex s'accroît et les feuilles alternes s'écartent : le système phyllotaxique évolue dans la *Série principale*. Il lui correspond un *accroissement de l'anneau initial* et en même temps un *accroissement de l'activité de ce dernier*. L'anneau initial participe alors à la construction d'un plus grand nombre d'unités foliaires à la fois. Son activité accrue se répartit sur un *plus grand nombre de secteurs actifs d'initiation et de régénération*, en même temps qu'augmente le nombre de secteurs moins actifs qui les sépare.

L'augmentation de cette activité, dépendante de l'organogénèse foliaire, plaide en faveur de l'*augmentation du nombre d'hélices foliaires* définies par PLANTEFOL, qui passerait ainsi de 2 à 3, peut-être à 5 dans les apex les plus évolués. Cependant, l'expérimentation ne nous a pas été possible pour vérifier cette hypothèse.

CAMEFORT (1956) n'a pas noté une évolution semblable de l'anneau initial chez les Gymnospermes dont le feuillage alterne évolue également dans la *Série principale*. Il n'a trouvé qu'un accroissement du méristème médullaire. Ces résultats, s'accompagnant d'études expérimentales sur le passage d'un système phyllotaxique à un autre, lui ont permis de conclure, d'une manière différente de la nôtre, au maintien du nombre d'hélices foliaires.

Les autres auteurs ne rapportent pas leurs études phyllotaxiques évolutives des feuillages alternes à celle du point végétatif, et en particulier à l'évolution de son fonctionnement. Chez les Angiospermes, CARTON (1948) conclut, grâce à des études morphologiques, à l'augmentation du nombre d'hélices foliaires chez le *Linum grandiflorum*. De même, LOISEAU (1959) pour l'*Impatiens balsamina*. Cependant, Miss ESAU (1942) a déjà noté l'augmentation du nombre d'ébauches foliaires correspondant à une accélération du rythme plastochronique lors de la complication d'un système phyllotaxique dans une même série. Nos résultats vont donc dans le même sens, tout en étant plus précis.

La fin du stade végétatif des apex secondaires du *Drosera* est marquée par une croissance apicale plus rapide qui participe à l'établissement d'une *phyllotaxie évoluée*. L'anneau initial a une activité

d'accroissement plus grande : il est plus épais et *plus homogène*, les secteurs de repos relatifs ayant des mitoses plus nombreuses. Le méristème d'attente subsiste. L'apex conserve son fonctionnement plastochronique et édifie encore des feuilles. Ce stade se distingue du stade pré-inflorescentiel par une activité prolifératrice encore réduite de la partie axiale basale du *corpus*. L'activité apicale accrue se porte donc encore là principalement sur l'anneau initial. Nous ne pensons pas que ce fait ait été déjà signalé.

III. — SUR L'ÉVOLUTION DES MÉRISTÈMES APICAUX REPRODUCTEURS

A. — LE PASSAGE A L'ÉTAT REPRODUCTEUR

Chez le *Drosera*, le méristème inflorescentiel provient de la transformation du point végétatif. Ce résultat est contraire à l'interprétation de NITSCHKE (1860) et aux idées de GRÉGOIRE (1938) sur les méristèmes inflorescentiels. Il est conforme à l'interprétation morphologique de WYDLER (1859) ou d'EICHLER (1875) et aux études ontogéniques récentes sur nombre d'inflorescences.

Les transformations que subit le point végétatif lors du passage à l'état reproducteur portent *sur la répartition différente et sur l'intensification de l'activité apicale*. Ces transformations aboutissent à la suppression du fonctionnement plastochronique et son remplacement, dans le méristème inflorescentiel, par un *fonctionnement rythmique d'une autre nature*.

Nous rejoignons les idées de PHILIPSON et d'autres auteurs pour attribuer les changements de la structure apicale *aux modes différents de croissance en hauteur et en largeur* des méristèmes végétatifs et des méristèmes reproducteurs. Le *pédoncule inflorescentiel* se construit en effet grâce à l'intensification de la croissance en hauteur, subterminale, de l'apex, par prolifération de la partie axiale basale du *corpus* qui va se transformer en méristème médullaire inflorescentiel, et de restes de l'anneau initial. De son côté, la zone apicale axiale ou méristème d'attente, dont l'activité s'intensifie, forme un *manteau méristématique inflorescentiel* grâce à l'harmonisation de sa croissance en hauteur et en largeur, tandis que la parenchymatisation des cellules axiales basales donne plus tard un massif parenchymateux. Le *corpus*, qui change de forme, et la *tunica* demeurent.

La zonation végétative disparaît *par extension de l'activité prolifératrice depuis l'anneau initial vers le méristème d'attente*. PHILIPSON a observé cette même extension de l'activité prolifératrice lors de la formation d'inflorescences en cymes bipares (1947 b) ou en capitules (1946). Mais pour lui, elle se ferait à partir du « méristème de

flanc », la zone apicale axiale était initiatrice déjà en période végétative, alors qu'elle ne l'est pas pour nous, mais le devient à l'état reproducteur, en se transformant en « manteau méristématique ». La seule différence réside donc dans l'interprétation de la zonation végétative.

L'intensification de la prolifération de la zone apicale axiale devenue initiatrice a été observée également dans la formation d'autres inflorescences en capitules (M^{me} LANCE, 1958) ou celle du méristème floral de *Myosurus* (BUVAT, 1952), alors que dans certaines grappes (MOUSTAPHA HADJ-MOUSTAPHA, 1957; BERSILLON, 1957, 1958) elle n'aboutit pas à la suppression de la zonation végétative, le fonctionnement plastochronique étant conservé.

B. — ONTOGÉNÈSE DES CYMES UNIPARES SCORPIOÏDES

Aucune *étude ontogénique* n'a encore été entreprise sur les inflorescences de *Drosera* qui ne sont guère connues que par des études morphologiques de WYDLER (1851, 1859) et d'EICHLER (1875). Quand le bourgeon axillaire d'un axe floral terminal est tardif comme c'est le cas du *Ruta graveolens* (BERSILLON, 1956), il ne se pose pas de problème quant à la nature de la ramification latérale axillaire qu'il détermine. L'identification de l'inflorescence en *cyme* est alors aisée. Chez le *Drosera*, et surtout chez le *D. rotundifolia*, l'apex inflorescentiel se partage en deux parties sensiblement égales *rappelant une dichotomie*. La succession de ces partages fait penser à ce que GÖEBEL (1882) a appelé une *grappe à symétrie dorso-ventale*. Si EICHLER pensait (après WYDLER) que ces ramifications devaient être des *bourgeons axillaires très précoces*, ce n'est guère que par analogie avec le cas de bourgeons axillaires plus tardifs et non par suite d'études ontogéniques qu'il restait à réaliser. Nos études confirment l'interprétation d'EICHLER. L'inflorescence simple de *Drosera* est une *cyme unipare scorpioïde*. Elle correspond à la genèse d'*axes sympodiaux successifs* produisant chacun une bractée et une fleur, et non pas à un axe unique produisant des bractées et des fleurs.

Nous nous sommes servie, pour le démontrer, en premier lieu, de la *comparaison des deux modes de formation des bourgeons axillaires végétatifs*, plus ou moins précoces suivant qu'ils appartiennent à la phase végétative ou pré-inflorescentielle de l'apex primaire. Les phénomènes de différenciation qui président à leur genèse sont précédés de *phénomènes de différenciation* plus ou moins poussés suivant le cas.

Nous avons également noté, mais chez le *Myosotis alpestris* (1960) lors du passage de l'apex primaire au stade inflorescentiel (*cyme multipare de cymes scorpioïdes*) la *formation de bourgeons apicaux de plus en plus précoces*, à de nombreux degrés différents, qu'ils soient d'abord végétatifs ou d'emblée inflorescentiels. Les mêmes phénomènes de dédifférenciation, faisant suite à des phénomènes de différenciation

axillaire, ont lieu pour les bourgeons végétatifs ou inflorescentiels. Ceci permet de définir ces derniers, si précoces soient-ils, comme étant des bourgeons axillaires. Leur développement de plus en plus rapide tient à ce que la différenciation commençante à l'aisselle des feuilles bractéales puis des bractées est de moins en moins poussée.

De même, lors de la genèse de l'inflorescence simple du *Drosera*, la formation de *bourgeons axillaires très précoces* est confirmée par un début de la différenciation des cellules axillaires qui se divisent moins, suivi de leur prolifération plus active. Ce mode de formation se distingue ainsi du partage dichotomique des apex de plantes inférieures (BUVAT, 1955 a) produit par une activation des cellules apicales axiales. La différenciation commençante qui précède l'initiation est plus sensible chez le *D. intermedia* que chez le *D. rotundifolia* où elle est plus fugace et plus difficile à mettre en évidence. Les phénomènes de dédifférenciation, accompagnant la prolifération active qui marque l'initiation gemmaire, sont au contraire plus rapides chez le *D. rotundifolia*. La similitude d'origine chez le *D. intermedia* des bourgeons axillaires inflorescentiels et des derniers bourgeons végétatifs apparaît ainsi plus nettement que chez le *D. rotundifolia*.

L'apex terminal forme bien une fleur et une bractée, tandis que le méristème axillaire continue l'inflorescence. Plus le méristème axillaire est précoce et important, plus l'axe floral terminal se trouve *déporté* (*D. rotundifolia*).

Ces bourgeons inflorescentiels à développement rapide ont *dès l'origine une organisation très évoluée*. Chez le *D. intermedia*, elle est pré-inflorescentielle : l'activité prolifératrice latérale et basale accrue du jeune primordium gemmaire gagne rapidement les cellules apicales axiales. Chez le *D. rotundifolia*, elle est directement inflorescentielle : le primordium gemmaire est constitué dès le début comme le primordium floral d'un *manteau méristématique homogène*.

C. — ONTOGÉNÈSE DES CYMES SCORPIOÏDES DOUBLES A UN OU PLUSIEURS ÉCHELONS

Il existe également des degrés différents de précocité dans la formation des bourgeons axillaires chez une même espèce lors de l'ontogénèse des cymes scorpioïdes doubles. Le bourgeon inflorescentiel formé à l'aisselle de la deuxième bractée ou *bractée supplémentaire supérieure* d'un axe floral quelconque est en général moins précoce que celui de la bractée inférieure et de développement moins rapide. Il peut même avorter et la bractée supérieure peut être stérile. Un complément d'étude cytologique reste nécessaire pour vérifier si la différenciation des cellules axillaires précédant l'initiation de ces bourgeons plus tardifs est également plus poussée.

L'étude ontogénique est ici précieuse car elle nous a permis de pré-

ciser la position de chacune des bractées et de déterminer le développement de leur bourgeon axillaire.

A l'encontre de notre étude, pour EICHLER comme pour WYDLER, la bractée supplémentaire serait une bractée inférieure et n'affecterait que la première fleur. D'après ces auteurs, les inflorescences doubles de *Drosera* seraient donc *descendantes*, avec prépondérance du développement du bourgeon inférieur. En réalité, elles s'apparentent aux cymes *ascendantes* des frères BRAVAIS (1837) dont font partie les inflorescences des Renonculacées, avec prépondérance du développement du bourgeon inférieur. Ce genre de cymes est encore peu connu.

D. — LES MODES ASCENDANT ET DESCENDANT DU DÉVELOPPEMENT DES CYMES

Les frères BRAVAIS admettaient que ces deux modes ne coexistent pas chez une même espèce. Il en est autrement pour le *Drosera*. Si les cymes scorpioides doubles terminales sont ascendantes, les cymes composées (cyme de cyme), formées par transformation d'un bourgeon axillaire végétatif secondaire en bourgeon inflorescentiel, sont descendantes. Les deux modes appartiennent toutefois, autant que nous avons pu le vérifier, uniquement à des inflorescences d'origine différente.

E. — STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DU MÉRISTÈME INFLORESCENTIEL

Dans une cyme unipare scorpioïde de *Drosera*, le manteau méristématique inflorescentiel qui forme des bractées, des protubérances florales et des bourgeons axillaires, n'est pas toujours homogène comme le montre l'étude des différentes phases de son fonctionnement.

1° Phase homogène du primordium gemmaire initiant une bractée.

2° Phase de différenciation axillaire, avec une zone bractéale moins active située du côté des bractées, entre l'initium bractéal et une zone florale plus active située du côté des fleurs.

3° Phase de dédifférenciation gemmaire de la zone bractéale, avec la formation d'un initium puis d'un primordium gemmaire, d'abord pré-inflorescentiel (structure hétérogène) chez le *D. intermedia*, ou directement inflorescentiel (structure homogène) chez le *D. rotundifolia*. La zone florale évolue en un primordium floral qui reste homogène.

Dans une note récente, M^{lle} BONNAND (1961) n'envisage pas ces trois phases lors de l'ontogénèse de la cyme unipare scorpioïde du *Nicotiana glutinosa*. D'après cet auteur, les trois formations, fleur, bourgeon axillaire, bractée, apparaissent *simultanément*, après une phase d'accroissement du méristème inflorescentiel. Si M^{lle} BONNAND

note la richesse moindre du bourgeon axillaire en ARN à sa genèse, elle ne parle pas du début de différenciation axillaire précédant l'initiation gemmaire, fait que nous avons déjà noté lors de l'étude des inflorescences du *Myosotis* (1959, 1960). Nous pensons pourtant retrouver les trois phases sur ses figures mêmes : phase homogène du bourgeon a_1 (fig. 10), phase de différenciation axillaire de a_2 (fig. 13), phase de dédifférenciation gemmaire de a_3 (fig. 14 et 15). La formation de la shell-zone est seulement plus accentuée que chez le *D. intermedia*. Aussi pensons-nous que nos résultats sont susceptibles de généralisation, mais jusqu'à présent, les différents auteurs n'ont pas suivi l'ontogénèse des cymes avec suffisamment de détails pour en voir les différentes phases intermédiaires.

Le méristème inflorescentiel a un *fonctionnement rythmique assez régulier*, avec production de bractées d'un côté, et de fleurs de l'autre, disposées en zigzag. Le rythme est plus ou moins rapide suivant l'espèce de *Drosera* et la précocité de formation des bourgeons axillaires. Ce mode de fonctionnement n'est pas plastochronique et diffère par là de celui d'une grappe (BERSILLON, 1958), de même que celui d'inflorescences en capitules. Dans ces dernières, la surrection d'une fleur ne crée pas une atténuation puis une recrudescence de la prolifération du manteau méristématique, qui apparaît plus homogène (LAWALREE, 1948; LANCE, 1958).

F. — LE FONCTIONNEMENT DU MÉRISTÈME FLORAL ET L'ORIGINE DU PISTIL

L'absence de zonation du méristème floral montre que les phénomènes d'activité apicale ne sont plus plastochroniques, l'activité d'élargissement ayant supplanté les phénomènes de régénération. Toutefois, dans les apex peu actifs, la zone apicale axiale se distingue par son activité moindre. Il semble donc que l'épuisement de l'anneau initial ne soit pas complet, tout au moins au moment de l'initiation des pièces stériles.

Après l'initiation des étamines, une diminution de l'activité apicale axiale est fréquente. Il en résulte une réduction de l'apex qui se trouve très probablement à l'origine de la diminution du nombre de valves du pistil qui peuvent être cinq, quatre ou trois. Il en serait de même lors de la formation des *valves doubles dépourvues de placentas intérieurs*, provenant de la soudure plus complète de leurs bords. Ces faits tendent à montrer que chez le *Drosera*, les valves peuvent être assimilées à des carpelles. Cette interprétation rejoint celle de BERSILLON (1956) qui pense que le pistil peut avoir une origine très différente suivant les plantes, mais que dans certains cas, les valves peuvent être considérées comme des feuilles carpellaires.

IV. — L'ACTIVITÉ HISTOGÈNE OU ORGANOGÈNE DE LA « TUNICA » ET DU « CORPUS »

L'étude de la *tunica* et du *corpus* n'est qu'un moyen commode pour localiser les phénomènes d'histo- et d'organogénèse : cette zonation, basée sur des filiations cellulaires, ne rend pas compte de la participation effective des cellules à ces activités.

Depuis leur formation à la germination, la *tunica* et le *corpus* se retrouvent dans l'apex jusqu'au bout de son évolution, au moment où il construit les pièces florales fertiles. La deuxième assise n'étant que transitoire chez l'embryon, il est plus juste de ne la tenir pour définitive qu'à partir de son individualisation après la formation du *corpus*.

Chez le *Drosera*, la deuxième assise concourt, par ses divisions périclines, à l'initiation des feuilles, des bractées et des pièces florales tant stériles que fertiles, comme c'est généralement le cas des plantes à deux assises tunicales.

La participation du *corpus* à l'organogénèse des soubassements foliaires est probable. Il semble même prendre part à l'érection des primordiums très embrassants, comme chez *Veronica myrtifolia* (SCHMIDT, 1924) ou chez *Carya* (FOSTER, 1935), bien que ce rôle incombe surtout à la *tunica*, aux divisions plus actives. Probable aussi dans la formation des étamines et du pistil, elle l'est moins pour les bractées et les pièces stériles, de formation plus superficielle.

Le rôle du *corpus* dans la formation du procambium reste important, tout au long du stade végétatif comme au stade inflorescentiel. Au cours de l'évolution apicale végétative, le *corpus* fournit d'abord du *prodesmogène axial* où prend naissance le procambium des traces foliaires. Avec l'élargissement de l'apex, il donne également naissance au méristème médullaire. Chez le *Drosera*, la progression précoce du procambium entame la base du *corpus*. Dans l'apex inflorescentiel, la base du *corpus* qui se transforme en prodesmogène assez parenchymateux participe aussi à la genèse du procambium pédonculaire desservant les bractées et les fleurs. Le *corpus* donne naissance, d'autre part, au massif parenchymateux médullaire.

Toutefois, comme nous l'avons vu plus haut, le *corpus* n'est pas un « histogène », pas plus que la deuxième assise tunicale.

Enfin, le *corpus* a un rôle organogène dans la formation des bourgeons axillaires inflorescentiels. D'abord d'épaisseur réduite dans le manteau méristématique, c'est par ses divisions que se forme le primordium gemmaire. La participation de la deuxième assise tunicale, bien que possible, est peu probable.

V. — CONCLUSION GÉNÉRALE

L'étude évolutive de l'ontogénèse apicale chez le *Drosera* nous a permis de montrer *les complications de fonctionnement et de structure* de ses méristèmes apicaux à partir d'une organisation rudimentaire dont nous avons suivi la genèse : l'établissement progressif de l'anneau initial, l'augmentation du nombre de ses secteurs actifs, l'apparition du méristème médullaire, la transformation du fonctionnement plastochronique végétatif en un fonctionnement rythmique inflorescentiel, la formation du manteau méristématique inflorescentiel, ses partages successifs plus ou moins précoces, les possibilités de complication de l'ontogénèse inflorescentielle. Ces changements sont en rapport étroit avec la phyllotaxie et *l'évolution du système conducteur* dont nous nous proposons de poursuivre l'étude.

Nos travaux tendent par ailleurs à prouver *l'importance de l'organogénèse foliaire* dans la détermination de la structure et du fonctionnement plastochronique du point végétatif depuis sa genèse. Ceci est conforme à la théorie de l'anneau initial de PLANTEFOL et BUVAT. L'activité des cellules apicales axiales serait due à la petitesse de l'apex du *Drosera*. Elle est secondaire, et, par suite, n'est qu'à première vue en contradiction avec cette théorie.

Nos résultats les plus importants concernent la nature des partages inflorescentiels successifs que comporte *l'ontogénèse des cymes unipares scorpioides*, avec formation de *bourgeons axillaires très précoces*, mis en évidence par un ralentissement de l'activité prolifératrice axillaire (phénomènes de différenciation), précédant, comme au stade végétatif, une prolifération plus active (phénomènes de dédifférenciation) marquant l'organogénèse nouvelle.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (G. S.). — 1946, 1947, *a, b*. Embryogeny and development of the apical meristems of *Pseudotsuga* (Amer. Journ. bot., **33**, p. 666-667; **34**, p. 73-80; **34**, p. 204-211).
- AMICI (G.). — 1830. Note sur le mode d'action du pollen sur le stigmate (Ann. Sc. Nat. Bot., 1^{re} série, **21**, p. 339).
- ARIZ (W. H.) et OUDMAN (J.). — 1937. On the influence of aggregation on the transport of asparagine and caffeine in the tentacles of *Drosera capensis* L. (Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam [Royal Acad. Amsterdam, Proceedings of the Section of Sciences], Série C, **40**, p. 431-439).
- BAIN et DERMEN. — 1944. Sectorial polyploidy and Phyllotaxy in the cranberry *Vaccinium macrocarpon* (Amer. Journ. Bot., **31**, p. 581-587).
- BAKER. — 1958. *Principle of biological Microtechnique*. London. Mathuen and Co.
- BALL (E.). — 1941. The development of the shoot apex and of the primary thickening meristem in *Phoenix canariensis* Chaub. with comparison to *Washingtonia filifera* Wats. and *Trachycarpus excelsa* Wendl. (Amer. Journ. Bot., **28**, p. 820-832). — 1949. The shoot apex and normal plant of *Lupinus albus* L., bases for experimental morphology (Amer. Journ. Bot., **36**, p. 440-454). — 1955. On certain gradients in the shoot tip of *Lupinus albus* L. (Amer. Journ. Bot., **42**, p. 509-521).
- BEAUVÉRIE. — 1907. Observations sur la formation des grains d'aleurone pendant la maturation de la graine (C. R. Acad. Sci., **145**, p. 1345-1347).
- BEHRE (K.). — 1929. Physiologische und zytologische Untersuchungen über *Drosera*. Diss. Hambourg 1929 (*Planta*, **7**, p. 208-306).
- BERSILLON (G.). — 1951. Sur le point végétatif de *Papaver somniferum* L. : structure et fonctionnement (C. R. Acad. Sci., **232**, p. 2470-2472). — 1955 *a*. Sur la différenciation des cordons procambiaux dans la tige feuillée des Papavéracées (C. R. Acad. Sci., **241**, p. 761). — 1955 *b*. Recherches sur les Papavéracées. Contributions à l'étude du développement des Dicotylédones herbacées (Ann. Sci. Nat. Bot., **16**, p. 314-434). — 1956. Les inflorescences de *Ruta graveolens* L. (Rev. gén. Bot., **63**, p. 437). — 1957. Ontogénie comparée de la tige feuillée et de l'inflorescence chez *Oenothera biennis* L. (C. R. Acad. Sci., **245**, p. 1455). — 1958. L'inflorescence terminale de *Reseda lutea* L., ses rapports avec la pousse végétative (Rev. Cyt. et biol. vég., **19**, p. 185-197).
- BOKE (N. H.). — 1941. Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica* (Amer. Journ. Bot., **28**, p. 656-664). — 1947. Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea* L. (Amer. Journ. Bot., **34**, p. 433-439). — 1951. Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus* (Amer. Journ. Bot., **38**, p. 23-38).
- BOKORNY (TH.). — 1889. Ueber Aggregation (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, **20**, p. 427-474).
- BONNAND (J.). — 1956. Le point végétatif de *Nicotiana tabacum* L. aux diverses phases de son développement (C. R. Acad. Sci., Fr., **242**, n° 9, p. 1209-1212). — 1959. Transformation de l'apex végétatif de *Nicotiana tabacum* L. en apex inflorescentiel (C. R. Acad. Sci., **248**, p. 1209). — 1960. Etude de l'inflorescence de *Nicotiana glutinosa* L. (C. R. Ac. Sci., **250**, p. 1531-1533). — 1961. Ontogénie de la cyme unipare scorpioïde du *Nicotiana glutinosa* L. (C. R. Acad. Sci., Paris, **252**, p. 1498-1500). — M^{me} DIOMAIUTO-BONNAND. — 1962. Etude de quelques cymes unipares anormales chez *Nicotiana glutinosa* L. : possibilité de passage à un état végétatif (C. R. Acad. Sci., **254**, p. 1140).

- BRACHET (J. B.). — 1942. Localisation des acides pentose-nucléiques dans les tissus des animaux et les œufs d'Amphibiens en voie de développement (*Arch. de Biol. Liège*, **53**, p. 207-257). — 1957. *Biochemical cytology*. New-York.
- BRAVAIS (A.) et BRAVAIS (L.). — 1837 a. Essai sur la disposition des feuilles curvisériées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 2^e série, **7**, 42). — 1837 b. Essai sur la disposition symétrique des inflorescences (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 2^e série, **7**, p. 195).
- BRONGNIART (A. T.). — 1827. Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames (*Ann. Sc. Nat.*, 1^{re} série, **12**, 14, p. 145-225). — 1828. Nouvelles recherches sur le pollen et les granules spermatisques des végétaux (*Ann. Sc. Nat.*, 1^{re} série, **15**, p. 381).
- BUGON (P.). — 1926. La théorie du polymorphisme carpellaire et le cas des *Drosera* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **73**, p. 22-26).
- BUVAT (R.). — 1944-1945. Recherches sur la différenciation des cellules végétales. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, **5**, p. 1-130 et **6**, p. 1-119). — 1948. Recherches sur les effets cytologiques de l'eau (*Rev. Cyt. et Cytophysiol. végét.*, **10**, p. 1-36). — 1950. Evolution cytologique du point végétatif de *Lupinus albus* L. Papilionacées (*C. R. Acad. Sci.*, **230**, p. 2320). — 1951. Transformation du point végétatif de *Myosurus minimus* en méristème floral (*C. R. Acad. Sci.*, **232**, p. 2466). — 1952. Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, **13**, p. 199-300). — 1953 a. L'apex de *Triticum vulgare*; modalité de la reprise des mitoses lors de la germination et du fonctionnement du point végétatif (*C. R. Acad. Sci.*, **236**, p. 1989-1991). — 1953 b. Interprétation nouvelle du fonctionnement de l'apex d'*Equisetum arvense* (*C. R. Acad. Sci.*, **236**, p. 88). — 1955 a. Fonctionnement des tiges dichotomes et bistéliques de *Selaginella Kraussiana* Brown (*C. R. Acad. Sci., Paris*, **241**, p. 1979-1982). — 1955 b. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Selaginella caulescens* Spring., var. *amœna* (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **241**, p. 1833-1836). — 1955 c. Le méristème apical de la tige (*Ann. Biol.*, **31**, fasc. 9, p. 10-11-12).
- CAMEFORT (H.). — 1954. Présence et localisation de l'acide ribonucléique dans le point végétatif de quelques Gymnospermes (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **238**, n° 8, p. 922). — 1956. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques Gymnospermes (*Thèse Ann. Sci. nat. Bot.*, 11^e série, **17**, p. 1-187).
- CARTON (A.). — 1948. Etudes phyllotaxiques sur quelques espèces de *Linum* (*Rev. gén. Bot.*, **55**, p. 137).
- CASPARY. — 1859. *Aldrovandia vesiculosa* Monti (*Bot. Zeit.*, **17**, p. 117-124).
- CASPERSSON (T.). — 1940. Die Eiweiszertheilung in den Structuren des Zellkerns (*Chromosoma*, **1**, p. 562). — 1950. *Cell growth and cell fonction*. 1 vol., W. Norton Co. New-York.
- CATESSON (A. M.). — 1954. Fonctionnement du point végétatif de *Luzula pedemontana* B. et R. (Joncacée) (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **238**, n° 6, p. 716).
- CLOWES (F. A. L.). — 1958. Development of quiescent centres in root meristems (*New Phyto. G. B.*, **57**, n° 1, p. 85-88).
- CHAMPAGNAT (M.). — 1951. Origine et développement des bourgeons hypocotylaires chez *Linaria triphylla* L. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, **12**, p. 121-130). — 1958. Particularités du bourgeonnement axillaire chez les Linaires (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **246** (1), p. 153-156).
- CHOUARD (P.). — 1931. Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scilliacées. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 10^e série, **13**, p. 131-323). — 1933. Intervention de l'épiderme dans la formation de bulbilles sur les feuilles vertes de Liliacées (*C. R. Acad. Sci.*, **197**, p. 1685).
- CHURCH (A. H.). — 1920. On the interpretation of phenomena of phyllotaxis (*Oxf. Bot. Mem.*).
- CRAFTS (A. S.). — 1943 a. Vascular differentiation in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (*Amer. Journ. Bot.*, **30**, p. 110). — 1943 b. Vascular differentiation in the shoot apex of ten coniferous species (*Amer. Journ. Bot.*, **30**, p. 382).

- CROSS (G. L.). — 1939. The structure and development of the apical meristem in the shoots of *Taxidium distichum* (Bull. Torrey Bot. Club., **66**, p. 431-452).
- DE CANDOLLE (A. P.). — 1813. *Théorie élémentaire de la botanique*, i-viii, p. 1-500. — 1827. *Organographie végétale*.
- DELAY (C.). — 1946-1947. Recherches sur les structures de noyaux quiescents chez les Phanérogames (*Thèse Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét.*, **9**, p. 167-245). — 1948. Recherches sur les structures de noyaux quiescents chez les Phanérogames (*Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét.*, **10**, p. 103-228).
- DENNIS (M.). — 1926. Le bouturage épiphyllé des *Drosera* (*Feuille des Nat.*, n° 27).
- DERMEN (H.). — 1947. Periclinal cytochiméras and histogenesis in cranberry (*Amer. Journ. Bot.*, **34**, p. 32-43). — 1953. Periclinal cytochiméras and origin of tissues in stem and leaf of peach (*Amer. Journ. Bot.*, **40**, p. 154).
- DUVICK (D. N.). — 1955. Cytoplasmic inclusions of the developing and mature maize endosperm (*Amer. Journ. Bot.*, **42**, n° 8, p. 717-725).
- EICHLER (A. W.). — 1875-1878. *Blütendiagramme*, vol. 1 et 2. Nouv. édit., 1954, O. Koeltz.
- ESAU (K.). — 1942. Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum* L. I. The procambium (*Amer. Journ. Bot.*, **29**, p. 738-747). — 1953. *Plant Anatomy*. John Wiley and Sons, New-York.
- FAMIN (A.). — 1933. Action de la température sur les végétaux (*Rev. gén. Bot.*, **45**, p. 227).
- FAVARD (A.). — 1953. Etude histologique de la formation du point végétatif dans le bourgeonnement de pétioles de *Drosera rotundifolia* L. (*C. R. Acad. Sci.*, **257**, p. 1753-1755). — 1954. Etude histologique de l'embryon de *Drosera rotundifolia* L. lors de la germination (*C. R. Acad. Sci.*, **239**, p. 78-80). — 1955 a. Evolution du point végétatif de *Drosera rotundifolia* L. I. Stade jeune (*C. R. Acad. Sci.*, **240**, p. 225-226). — 1955 b. Formation et premières différenciations du système conducteur chez *Drosera rotundifolia* L. au stade jeune (*C. R. Acad. Sci.*, **240**, p. 338-340). — 1955 c. Croissance de la racine séminale temporaire de *Drosera rotundifolia* L. et destinée des cellules apicales hypophysaires (*C. R. Acad. Sci.*, **241**, p. 97-99). — 1956 a. Influence d'une différenciation précoce sur l'évolution du système conducteur de *Drosera rotundifolia* L. lors de la germination. Avortement de la racine (*C. R. Acad. Sci.*, **242**, p. 405-407). — 1956 b. Evolution du point végétatif de *Drosera rotundifolia* L. Deuxième étape (*C. R. Acad. Sci.*, **242**, p. 2486). — 1956 c. Transformation du point végétatif en méristème d'inflorescence chez *Drosera rotundifolia* L. (*C. R. Acad. Sci.*, **243**, p. 2124-2127). — 1958. Etude des Inflorescences de *Drosera intermedia* Hayn. : la cyme unipare scorpioïde et ses modifications (*C. R. Acad. Sci.*, **246**, p. 2508-2511). — 1959. Etude cytologique du développement de l'embryon de *Drosera rotundifolia* L. : ontogénèse des méristèmes primaires (*C. R. Acad. Sci.*, **248**, p. 1570-1573). — 1960 a. Ontogénèse de l'inflorescence du *Myosotis des Alpes*. Ontogénèse de l'inflorescence primaire (*C. R. Acad. Sci.*, **250**, p. 908-910). — 1960 b. Ontogénèse de l'inflorescence de *Myosotis alpestris*. Ontogénèse des inflorescences partielles de second ordre. (*C. R. Acad. Sci.*, **250**, p. 1534-1536).
- FAYRE-DUCHATRE (M.). — 1956. Chondriome et vacuoles du proembryon et embryon de *Ginkgo biloba* (*Rev. Cytol. et Biol. vég.*, **17**, p. 148).
- FENNER (C. A.). — 1904. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren (*Flora*, **93**, p. 335-454).
- FLEISCHER (E.). — 1874. Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dicotylen (*Flora*, **57**, p. 369, 438, 401, 417).
- FOSTER (A. S.). — 1935. A histogenetic study of foliar determination in *Carya buckleyi* (*Amer. Journ. Bot.*, **22**, p. 88-147). — 1938. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba* (Bull. Torrey Bot. Club, **65**, p. 531-556). — 1939 a. Structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta* (*Amer. Journ. Bot.*, **26**, p. 372-385). — 1939 b. Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants (*Bot. Rev.*, **5**, p. 454-470). — 1940. Further studies on zonal

- structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta* Thunb. (*Amer. Journ. Bot.*, **27**, p. 487-501). — 1941 a. Comparative studies on the structure of the shoot apex in the seed plants (*Bull. Torrey Bot. Club.*, **68**, p. 339-350). — 1941 b. Zonal structure of the shoot apex of *Dioon edule* Lindl. (*Amer. Journ. Bot.*, **28**, p. 557-564). — 1943. Zonal structure and growth of the shoot apex in *Microcycas Calcoma* Miq. (*Amer. Journ. Bot.*, **30**, p. 56-73).
- GARDINER (W.). — 1886. On the phenomena accompanying stimulation of the gland cells in the tentacles of *Drosera dichotoma* (*Proc. Roy. Soc. Lond.*, **39**, p. 229-234).
- GAUTHERET (R. J.). — 1942. Le bourgeonnement du tissu cambial cultivé *in vitro* (*Sciences*, **40**, p. 95-128). — 1959. *La culture des tissus végétaux. Techniques et réalisations.*
- GENEVÈS (L.). — 1955. Recherches sur les effets cytologiques du froid (*Rev. Cytol. et Biol. végét.*, Fr., **16**, n°s 1 et 2, 207 pages). — 1957. Recherches sur la graine d'*Allium cepa* et sa germination (*Rev. Cytol. et Biol. végét.*, Fr., **18**, n° 3, p. 235-266).
- GIFFORD (Jr. E. M.). — 1951. Ontogeny of the vegetative axillary bud in *Drymis Winteri*, var. *Chilensis* (*Amer. Journ. Bot.*, **38**, p. 234-243). — 1954. The shoot apex in Angiosperms (*Bot. Rev.*, **20**, p. 477-529).
- GOEBEL (K. I. E.). — 1882. Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse in Sachs (*Arbeiten des bot. Inst. Würzburg*, **21**, p. 410). — 1884. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen (*Jahr. Wiss. Bot.*, **14**, p. 1-42). — 1891. Pflanzenbiologische Schilderungen. Teil. II. Insektivoren. Marbourg. — 1902. Zur Entwicklungsgeschichte des Boragoïds (*Flora*, **91**, p. 255-263). — 1908. *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen*, Leipzig et Berlin. — 1931. Blütenbildung und Sprossgestaltung (Anthokladien und Inflorescenzen), Iéna (Suppl. 2 to *Organographie der Pflanzen*, éd. 3).
- GOETHE (J. W. VON). — 1790. *Versuch die Metamorphosen der Pflanzen zu erklären*, p. 1-86.
- GRÉGOIRE (V.). — 1938. La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral (*La Cellule*, **47**, p. 287-452).
- GUIGNARD (L.). — 1881. Recherches d'embryogénie végétale. I. Légumineuses (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e série, **12**, p. 5-166).
- GUILLIERMOND (A.). — 1908-1909. Recherches cytologiques sur la germination des graines de quelques Graminées et contribution à l'étude des grains d'aleurone (*Arch. d'Anat. microsc.*, **10**, p. 141). — 1914. Sur la formation de l'amidon dans l'embryon avant la maturation de la graine (*C. R. Soc. Biol.*, **76**, p. 567). — 1920. Sur la coexistence dans les cellules de deux variétés distinctes de mitochondries (*C. R. Soc. Biol.*, **83**, p. 408). — 1931. Nouvelles recherches sur les caractères microchimiques et sur le mode de formation cytologique des pigments anthocyaniques (*C. R. Ac. Sci.*, **192**, p. 1581). — 1934. *Les constituants morphologiques du cytoplasme.* — 1938. *Introduction à l'étude de la cytologie* (3 part.).
- GUNCKEL (G. E.) et WETMORE (B. H.). — 1946 a. Studies of development in long and short shoots of *Ginkgo biloba* I. The origine and pattern of development of the cortex, pith and procambium (*Amer. Journ. Bot.*, **33**, p. 285). — 1946 b. Studies of development in long and short shoots of *Ginkgo biloba*. II. Phyllotaxis and the organization of the first vascular system : Primary phloem and xylem (*Amer. Journ. Bot.*, **33**, p. 522). —
- GUTTENBERG (H. VON). — 1947. Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dicotyledonen (*Planta*, **35**, p. 360-396).
- GUTTENBERG (H. VON) et SCHADE (C.). — 1951. Ueber die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Monocotyledonen (*Planta*, **40**, 2 Heft, p. 170-198).
- HABERLANDT (G.). — 1906. *Sinneorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize* (2 Aufl. Leipzig. Wilhelm Engelmann).
- HAENLEIN (F. H.). — 1875. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Compositeenblüte (*Mittheil. Gesamtgeb. Bot.*, **2**, p. 144).

- HANSTEIN (J.). — 1868. Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen (*Abhand. aus dem Gebiete der Naturwiss. Math und Med., Bonn*). — 1870. Die Entwicklung der Keimes der Monocotylen und Dicotylen (*Bot. Abhandlung, Bonn*, p. 1).
- HARTSEMA (A. M.). — 1926. Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von *Begonia rex* (*Recueil trav. bot. néerl.*, **23**, p. 305-361).
- HEGELMAIER (F.). — 1874. Zur Entwicklungsgeschichte monokotyledoner Keime nebst Bemerkung über die Bildung der Samendeckel (*Bot. Zeit.*, **32**, p. 631).
- HOFMEISTER (W.). — 1847. Untersuchungen des Vorganges bei der Befruchtung der Oenothereen (*Bot. Zeit.*, **45**). — 1851. *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung der Höheren Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen*, Leipzig. — 1857. Beiträge zur Kenntniss der Gefäßkryptogamen (*Abh. Kön. Sach. Gess. Wiss.*, **3**, p. 603-682).
- HOLMAN (B. I.). — 1960. Démonstration du caractère sympodial de la croissance chez le *Convallaria maialis* L. (*C. R. Ac. Sci.*, **251**, p. 419).
- HOMÈS (M.). — 1927. Evolution du vacuome au cours de la différenciation des tissus chez *Drosera intermedia* Hayne (*Bull. Acad. Roy. de Belg. (classe des Sciences)*, 5^e série, **13**, p. 731). — 1928. Développement des feuilles et des tentacules chez le *Drosera intermedia* Hayne. Comportement du vacuome (*Bull. Acad. Roy. de Belg. (classe des Sciences)*, 5^e série, **14**, p. 70-88).
- JANSON (E.). — 1920. Studien über die Aggregationserscheinungen in der Tentakeln von *Drosera* (*Beiheft zur Botanischen Centralblatt*, **37**, 1^{re} partie, p. 154).
- JOHANSEN (D. A.). — 1950. *Plant Embryology*. Waltham, Mass., U. S. A., Chr. Bot. Co.
- KILLIAN (CH.). — 1925. Observations sur le développement post-embryonnaire du *Drosera rotundifolia* L. (*C. R. Acad. Sci.*, **191**, p. 1083).
- KOCH (L.). — 1891. Ueber Bau und Wachstum der Sprossspitze der Phanerogamen (*Jahr. Wiss. Bot.*, **22**, p. 491-680). — 1893. Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse (*Jahr. Wiss. Bot.*, **25**, p. 380-388).
- KOK (A. C. A.). — 1933. Ueber den Transport Körperfremden Stoffe durch parenchymatisches Gewebe (*Recueil trav. bot. néerl.*, **30**, p. 23-139).
- KORODY (E.). — 1937. Studien am Sprossvegetationspunkt von *Abies concolor*, *Picea excelsa* und *Pinus mantana* (*Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, **25**, p. 23-59).
- LANCE (A.). — 1952. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba* L. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, **13**, p. 301-339). — 1957. Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, **18**, p. 91-421). — 1958. *Idem*. Paris, Masson et C^{ie}, édit.
- LANCE (A.) et LOISEAU (J. E.). — 1960. Sur la structure et le fonctionnement de quelques Angiospermes aquatiques ou semi-aquatiques (*C. R. Ac. Sci.*, **250**, p. 4438).
- LANCE (A.) et RONDET (P.). — 1957. Evolution du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (variété Cérès sucrière) de la germination à l'inflorescence (*C. R. Ac. Sci.*, **245**, p. 712).
- LAWALREE (A.). — 1948. Histogénèse florale et végétative chez quelques Composées (*La Cellule*, **52**, p. 642-674).
- LEAVITT (R. G.). — 1909. Seedlings and adventitious plants of *Drosera* (*Torrey*, **9**, p. 200-203).
- LEBÈGUE (A.). — 1954. Embryologie des Cénotheracées. Développement de l'embryon chez le *Gaura biennis* L. (*C. R. Acad. Sci., Paris*, **339**, p. 616).
- LÉVINE (M.). — 1916. Somatic and Reduction division in *Drosera* (*Mem. N. Y. Bot. Gar.*, **6**, p. 125-147).
- LINNAEUS (C.). — 1751. *Philosophia botanica*, p. 1-362.
- LLOYD. — 1942. Carnivorous plants. Waltham, Mass., U. S. A., Chr. Bot. Co.

- LOISEAU (J. E.). — 1959. Observations et expérimentations sur le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, **20**, p. 1-214).
- LONAY (H.). — 1902. Recherches anatomiques sur les feuilles d'*Ornithogalum caudatum* Ait. (*Mém. Soc. roy. Sc. de Liège*, **4**, p. 75).
- LOUIS (J.). — 1935. L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylédones et des Gymnospermes (*La Cellule*, **44**, p. 87-102).
- MCVEIGH (I.). — 1938. Regeneration in *Crassula multicava* (*Amer. Journ. Bot.*, **25**, p. 7-11).
- MAGIN (N.). — 1960. Evolution de l'apex d'une plante bisannuelle : *Daucus carota* (*Rev. Cytol. et Biol. végét.*, **21**, p. 401-438).
- MAJUMDAR (G. P.). — 1942. The organization of the shoot in *Heracleum* in the light of development (*Ann. Bot., n. s.*, **6**, p. 49-81).
- MILLER et WETMORE. — 1945. Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. I. The embryo (*Amer. Journ. Bot.*, **32**, p. 588-599). — 1946. Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. III. The apices of mature plant (*Amer. Journ. Bot.*, **33**, p. 110).
- MOTTIER (D. M.). — 1921. On certain plastids with special reference to protein bodies of *Zea*, *Ricinus* and *Conopholis* (*Ann. Bot.*, **35**, p. 349-364).
- MOULAERT (B.). — 1937. La régénération sexuelle chez *Drosera* (*Bull. Soc. Roy. Belg. Bot.*, **19**, p. 154).
- MOUSTAPHA (H. M.). — 1957. Point végétatif et point inflorescentiel chez *Cleome spinosa* Jacq. (*C. R. Ac. Sci.*, **245**, p. 710). — 1958. Orgonogénèse de la fleur axillaire chez quelques Capparidacées (*C. R. Ac. Sci.*, **246**, n° 16, p. 2390-2393).
- NÆGELI (C.). — 1845. Wachstumsgeschichte der Laub und Lebermoose (*Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik*, **2**, p. 138-210).
- NARASIMHACHAR (S. G.). — 1951. A contribution to the embryology of *D. indica* (*Proc. Indian Acad. Sci.*, **33 B**, p. 290-295).
- NAST (G. G.). — 1941. The embryogeny and seedling morphology of *Juglans regia* L. (*Lilloa*, **6**, p. 163-205).
- NAUDIN (Ch.). — 1840. Note sur les bourgeons nés sur une feuille de *Drosera intermedia* (*Ann. Sc. Nat.*, sér. II, **14**).
- NAYLOR (E. E.) et JOHNSON (B.). — 1937. A histological study of vegetative reproduction in *Saintpaulia ionantha* (*Amer. Journ. Bot.*, **24**, p. 673-678).
- NEWMANN (I. V.). — 1936. Studies in Australian acacias. VI. The meristematic activity of the floral apex of *Acacia longifolia* and *Acacia suaveolens* as a histogenetic study of the ontogeny of the carpel (*Linn. Soc. N. S. Wales*, **61**, p. 56-88).
- NITSCHKE (Th.). — 1860. Wachstums-Verhältnisse des rundeblättrigen Sonnenthaues (*Bot. Zeit.*, **18**, p. 57, 65-69).
- NOZERAN (R.). — 1955. Contributions à l'étude de quelques structures florales (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, **16**, p. 57).
- OUDMAN (J.). — 1936. Ueber Aufnahme und Transport N-haltigen Verbindungen durch die Blätter von *D. Capensis* (*Proefschrift, Gröningen, Amsterdam, Mulder und Zn.*).
- PAYER (J. B.). — 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, Paris.
- PELOUZAT (R.). — 1955. Disposition des feuilles dans les premiers stades de développement chez quelques dicotylédones (*Rev. gén. Bot.*, **62**, p. 454-497). — 1957. Le méristème apical d'*Agrimonia eupatoria* L. dans l'ontogénie de la pousse végétative et de l'inflorescence (*C. R. Ac. Sci.*, **245**, p. 2525).
- PHILIPSON (W. R.). — 1946. Studies in the development of inflorescence. I. The capitulum of *Bellis perennis* L. (*Ann. Bot. Lond.*, n. s., **10**, p. 257). — 1947 a. Studies on the development of inflorescence. II. The capitula of *Succisa pratensis* Moench. and *Dipsacus fullonum* L. (*Ann. Bot. Lond.*, n. s., **11**, p. 285). — 1947 b. Studies in the development of inflorescence. III. The thyse of *Valeriana officinalis* (*Ann. of Bot.*, **11**, p. 407). — 1948 a. Studies in the development of inflorescence. IV. The capitula of *Hieracium borealis* Fries and *Dahlia gracilis*

- Ortg. (*Ann. of Bot.*, n. s., **12**, p. 65-75). — 1948 *b*. Studies in the development of inflorescence. V. The raceme of *Lobelia Dortmanna* L. and other campanulaceous inflorescences (*Ann. of Bot.*, **12**, p. 147). — 1949. The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons (*Biol. Rev.*, **24**, p. 21-50). — 1954. Organization in the shoot apex of Dicotyledons (*Phytomorphology*, **4**, p. 70-75).
- PLANTEFOL (L.). — 1947. Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones (*Rev. gén. Bot.*, **54**, p. 49-80). — 1948. Fondements d'une théorie florale nouvelle. L'ontogénie de la fleur (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, **9**, p. 35-187). — 1951. Phyllotaxie et point végétatif (*Scientia*, 45^e année, 6^e série, p. 91-98).
- POLLOCK (B. M.), GOODWIN (R. H.) et GREEN (S.). — 1954. Studies on roots. II. Effects of caumarin, scopoletin and other substances of growth (*Amer. Journ. Bot.*, **41**, p. 521-552).
- POPHAM (R. A.). — 1951. Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants (*Ohio. Journ. of Sci.*, **51**, p. 249-270).
- POUX (N.). — 1960. Variations de la répartition des ribonucléoprotéines dans l'apex d'un Blé de printemps (*Triticum vulgare* Vill.) au cours du développement (*C. R. Ac. Sci.*, **250**, p. 587).
- RAUH (W.) et REZNIK (H.). — 1951. Histogenetische Untersuchungen an Blüten Infloreszenzachsen. I. Die Histogenese becherformiger Blüten und Infloreszenzachsen sowie der Blütenachsen einiger Rosoideen. (*Stizungsbr. Heidelberg Akad. Wiss. Math. Nat. Klasse Abhandl.*, **3**, p. 139-207). — 1953. Histogenetische Untersuchungen an Blüten und Infloreszenzachsen. II. Teil. Die Histogenese der Achsen köpfenformiger Infloreszenzen (*Beitr. Biol. Pflz.*, **29**, p. 233-296).
- REEVE (R. M.). — 1943. Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica* (*Amer. Journ. Bot.*, **30**, p. 608-619). — 1948. Late embryogeny and histogenesis in *Pisum* (*Amer. Journ. Bot.*, **35**, p. 591-602).
- RICKETT (H. W.). — 1944. The classification of inflorescences (*Bot. Rev.*, **10**, p. 187).
- REPER (J.). — 1826. Observations sur la nature des inflorescences. Séringe, *Mélanges botaniques*, Genève.
- ROBINSON (W. J.). — 1909. Reproduction by budding in *Drosera* (*Torrey*, **9**, p. 89-96).
- RONDET (P.). — 1957. Cytologie de l'embryogénèse chez *Lens culinaris* (*C. R. Ac. Sci.*, **244**, p. 1947-1950). — 1958. Répartition des acides ribonucléiques au cours de l'embryogénèse chez *Len culinaris* L. (*C. R. Ac. Sci., Fr.*, **246**, p. 2336-2339). — 1961. Répartition et signification des acides ribonucléiques au cours de l'embryogénèse chez *Myosurus minimus* (*C. R. Ac. Sci.*, **253**, p. 1725). — 1962. L'organogénèse au cours de l'embryogénèse chez *Alyssum maritimum* Lamb. (*C. R. Ac. Sci.*, **255**, p. 2278-2280).
- ROSENBERG (O.). — 1899. Physiologische und cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. *Upsala, Thèse*. — 1904. Ueber die Tetradenteilungen eines *Drosera* Bastardes (*Ber. deutsch. Bot. Gesell.*, **22**, p. 47). — 1099. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia rotundifolia* (*K. Sv. Vet. Akad. hand.* [Stockholm], **43**, p. 3-63).
- ROUGIER (J.). — 1955. Sur le point végétatif d'*Aquilegia vulgaris* L. (*C. R. Ac. Fr.*, **240**, p. 654).
- SACHS (F. G. J. von). — 1868. *Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft*, i-xii, p. 1-632; éd. 2, i-xii, p. 1-688, 1870; éd. 3, i-xvii, p. 1-848, 1873. Traduction V. Tieghem. F. Savy, Paris, 1874.
- SALISBURY (E.). — 1915. On the occurrence of vegetative propagation in *Drosera* (*Ann. Bot.*, **29**, p. 308-310).
- SATINA (S. A.) et BLAKESLEE (A. F.). — 1941. Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to development of leaf and flower (*Amer. Journ. Bot.*, **28**, p. 862-871). — 1943. Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development of the carpel (*Amer. Journ. Bot.*, **30**, p. 453-462).
- SATINA (S.), BLAKESLEE (A. F.) et AVERY (A. G.). — 1940. Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras (*Amer. Journ. Bot.*, **27**, p. 895-905).

- SAUNDERS (E. R.). — 1925. — On carpel polymorphism (*Ann. Bot.*, **34**, p. 123-167).
- SAVELKOUK (R. M.). — 1957. Distribution of mitotic activity within the shoot apex of *Elodea Densa* (*Amer. Journ. Bot.*, **44**, p. 309-317).
- SCHIMPER (C.) et BRAUN (A. C. H.). — 1835. Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständniss der Blattstellung nebst Andeutung der hauptsächlichlichen Blattstellungsgesetze und insbesondere des neuentdeckten Gesetz des Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maasse (*Flora*, **18**, p. 145-192).
- SCHMIDT (A.). — 1924. Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkten (*Bot. Arch.*, **9**, p. 345-404).
- SCHMUCKER (Th.) et LINNEMANN (G.). — 1959. Carnivorie (*Handbuch der Pflanzenphysiologie*, **11**, p. 231).
- SCHNABEL (V.). — 1941. Der Bau der Sprossvegetationspunkt von *Honckenya peploides*, *Silene maritima*, *Dianthus caryophyllus* und *Clematis paniculata* (*Bot. Arch.*, **42**, p. 461-502).
- SCHNARF (K.). — 1929. *Embryologie der Angiospermen*, Berlin.
- SCHNEFF (E.). — 1961. Licht und elektronenmikroskopische Beobachtungen an Insektivoren-Drüsen über die Sekretion des Fangschleim (*Flora*, **162**, p. 73-87).
- SCHOUTE (J. C.). — 1913. Beiträge zur Blattstellungslehre. I. Theorie (*Rec. Trav. Bot. Neerl.*, **10**, p. 153-324).
- SCHUEPP (O.). — 1926. Meristeme. *Handb. der Pflanzenanat.* von K. LINSBAUER Vorträge. Berlin, Abt. 1, Teil 2 Histologie. Bd. 4.
- SENGHAS (K.). — 1956. Histogenetische Studien an Sprossvegetationspunkten dicotyler Pflanzen. I. Bau und Histogenese des Spross-Scheitelmeristems einiger Cruciferen (*Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, **33**, p. 85-113).
- SLOOVER (J. DE). — 1958. Recherches sur l'histogénèse des tissus conducteurs. II. Le sens longitudinal de la différenciation du procambium, du xylème et du phloème chez *Coleus* (Labiées), *Ligustrum* (Oléacées), *Anagallis* et *Taxus* (*La Cellule*, **59**, fasc. 1, p. 55-202).
- SNOW (M. et R.). — 1934. The interpretation of phyllotaxis (*Biol. Rev.*, **9**, p. 132). — 1931. Experiments on phyllotaxis. I. The effect of isolating a primordium (*Philos. Trans. Roy. Soc. London B*, **221**, p. 1-43). — 1947. On the determination of leaves (*New Phytol.*, **46**, p. 5-19).
- SOLEREDER (H.). — 1908. *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*, Stuttgart.
- SOUEGES (R.). — 1934. *L'embryologie végétale. Résumé historique*. Hermann et C^{ie}, édit., Paris. — 1936. Embryogénie des Droséracées. Développement de l'embryo chez le *Drosera rotundifolia* L. (*C. R. Ac. Sci., Paris*, **202**, p. 1457-1459).
- SPURR (A. R.). — 1949. Histogenesis and organization of the embryo in *Pinus strobus* L. (*Amer. Journ. Bot.*, **36**, p. 629-641).
- STERLING (C.). — 1955. Embryology in Lima bean (*Bull. Torrey bot. Club, U. S. A.*, **82**, n° 5, p. 325-338).
- TARA BAI V. PATANKAR. — 1956. Further contribution to the embryology of *Drosera burmanni* Vahl. (*Proceeding of the Indian Academy of Sciences* [section B], **43**, p. 161).
- TOOLE (E. H.). — 1959. Effect of light on the germination of seeds (*Photoperiodism*. Library of Congress Catalog).
- VAN TIEGHEM (Ph.). — 1871. *Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur*, Paris.
- VAUGHAN (J. G.). — 1952. Structure of the Angiosperm apex (*Nature* [London], **169**, p. 458-459).
- VAUGHAN (J. G.) et JONES (F. R.). — 1953. Structure of the Angiosperm inflorescence apex (*Nature* [London], **171**, p. 751-752).
- VENKATASUBBAN (K. R.). — 1950 a. Studies in the Droseraceæ. I. The cytology of the *D. indica* Linn., *D. burmanni* Vahl. and *D. peltata* Sm. with special reference to pollen mitosis (*Proc. Indian Acad. Sci.*, **31** B, p. 308-330). — 1950 b. Studies in *Droseraceæ*. II. Contribution to the embryology of 3 species of *Drosera* (*Proc. Indian Acad. Sci.*, **32** B, p. 23-38).

- VESCOVI (P.). — 1962. Ontogénèse des inflorescences en grappe indéfinie sans fleur terminale chez le *Spartium junceum* L. (C. R. Ac. Sci., **255**, p. 3459-3461).
- VICKERY (J. W.). — 1933. Vegetative reproduction in *Drosera peltata* and *auricula* (Proc. Linn. Soc. N. S. W., **58**, p. 245-269).
- VINCENT (W. S.). — 1955. Structure and chemistry of Nucleoli (International Rev. Cyt., **269**, Acad. Press, N. Y.).
- VRIES (H. DE). — 1886. Ueber die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia* (Bot. Zeitung, **44**, p. 1-17-33-57).
- WAGNER (N.). — 1930. Le chondriome des embryons des graines au cours de la maturation et de la germination (Arch. Anat. microsc., **26**, p. 419).
- WALKER (R. I.). — 1940. Regeneration in the scale leaf of *Lilium candidum* and *L. longiflorum* (Ann. Journ. Bot., **27**, p. 114-117).
- WARDLAW (C. W.). — 1950. The comparative investigations of apices of vascular plants by experimental methods (Philos. Trans. Roy. Soc. London, série B, **243**, p. 583-604). — 1952. *Phylogeny and morphogenesis*, MacMillan, Londres. — 1953. Comparative observations on the shoot apices of vascular plants (New Phytologist, **52** [3], p. 195-209). — 1957. The reaction of the apical meristem as ascertained by cytological and other techniques (New Phyto, G. B., **56**, n° 2, p. 221-229).
- WARMING (E.). — 1876. Die Blüte der Compositeen (Hanstein Bot. Abhand., **3**, p. 2-167).
- WINKLER (H.). — 1903. Ueber Regenerative Sprossbildung von *Torenia asiatica* L. (Ber. d. Deuts. Bot. Ges.).
- WYDLER (H.). — 1851. Ueber die symmetrische Verzweigungsweise dichotomen Infloreszenzen (Flora, **48**, p. 289). — 1859. Kleine Beiträge zur Kenntniss einheimisches Gewächse (Flora, **42**, p. 311).
-

ERRATUM

Des coquilles, dont le lecteur voudra bien nous excuser, se sont glissées dans la première partie.

- P. 278, au lieu de « FAMINE », il faut lire « FAMIN » ;
- P. 280, au lieu de « nous nous sommes arrêtés », « nous nous sommes arrêtée » ;
- P. 281, au lieu de « avons ainsi neutralisé », « avons aussi neutralisé » ;
- P. 282, au lieu de « hydroliser », « hydrolyser » ;
- P. 287, en renvoi de note, « nous prêtent à tort (FAVARD, 1954) *le fait d'attribuer la naissance...* » ;
- P. 292, au lieu de « la théorie d'HANSTEIN », « la théorie de HANSTEIN » ;
- P. 294, au lieu de « substances et synthèses radio-actives », « substances de synthèses radio-actives » ;
- P. 300, au lieu de « procambrium », « procambium » ;
- P. 304, au lieu de « fixations de Regaud », « fixations au Regaud » ;
- P. 308, au lieu de « ces protéines proviennent-elles de la transformation des ARN », « ces protéines se forment-elles à partir des ARN » ;
- P. 313, au lieu de « qui est pauvre en ARN », « qui sont pauvres en ARN » ;
- P. 320, au lieu de « Elle n'ont », « Elles n'ont » ;
- P. 321, au lieu de « comarine », « coumarine » ;
- P. 332, au lieu de « deux hélices par contiguité », « deux hélices le seraient par contiguité » ;
- P. 335, au lieu de « que le reste de l'axe », « que dans le reste de l'axe » ;
- P. 341, au lieu de « vie autotrophe prématurée », « vie autotrophe précoce » ;
- P. 359, au lieu de « un fin réseaux », « un fin réseau » ;
- P. 360, au lieu de « Les tannins ... sont destinées », « Les tannins ... sont destinés » ;
- P. 361, au lieu de « un gros noyaux », « un gros noyau » ;
- P. 363, au lieu de « *Zimia longifolia* », « *Zamia longifolia* » ;
- P. 368, au lieu de « cellules apicale axiales », « cellules apicales axiales » ;
- P. 372, au lieu de « le contacts parastiques », « les contacts parastiques » ;
- P. 395, au lieu de « primordium âgé ep_{n-1} », « primordium âgé cp_{n-1} » ;
- P. 412, au lieu de « *accroissement de l'anneau initial de huit à neuf fois* », « *accroissement de l'anneau initial de quatre à cinq fois* » ; au lieu de « Le méristème d'attente, lui, n'a grossi que de trois fois », « Le méristème d'attente a grossi de sept fois ».
-

PLANCHES I A XVII



PLANCHE I

OBSERVATION VITALE D'UNE CELLULE ÉPIDERMIQUE DU PIED D'UN TENTACULE DE *DROSER*A

FIG. 1. — Granules lipoiïdiques *gl* à circulation rapide. Noyau *no* à petit nucléole *nu* et des chromocentres minuscules *chr* répartis autour de la membrane nucléaire. Chondriosomes gris, assez fins, formés de mitochondries granuleuses *mi*, de bâtonnets *b* et de chondriocontes *cho*. Chloroplastes amylières *chl*. Petites vacuoles sphériques *v*, détachées de la grande vacuole au-dessus de laquelle le chondriome est visible.

NOYAUX DE *DROSER*A *INTERMEDIA*

(Navachine-Hématoxyline).

FIG. 2. — Noyau interphasique très différencié à l'alun, chromocentres périphériques seuls visibles.

FIG. 3 et 4. — Deux stades de la prophase.

FIG. 5. — Plaque métaphasique.

NOYAUX DE *D. ROTUNDIFOLIA*

(Navachine-Hématoxyline).

FIG. 6. — Noyau interphasique très différencié à l'alun.

FIG. 7. — *Idem*, moins différencié. Réseau léger visible.

FIG. 8. — Début d'altération nucléaire (réseau grossier et nombreux chromocentres), avec un enchylème foncé.

FIG. 9. — Fin de prophase.

FIG. 10. — Plaque métaphasique à chromosomes plus courts et plus épais que ceux de *D. intermedia*.

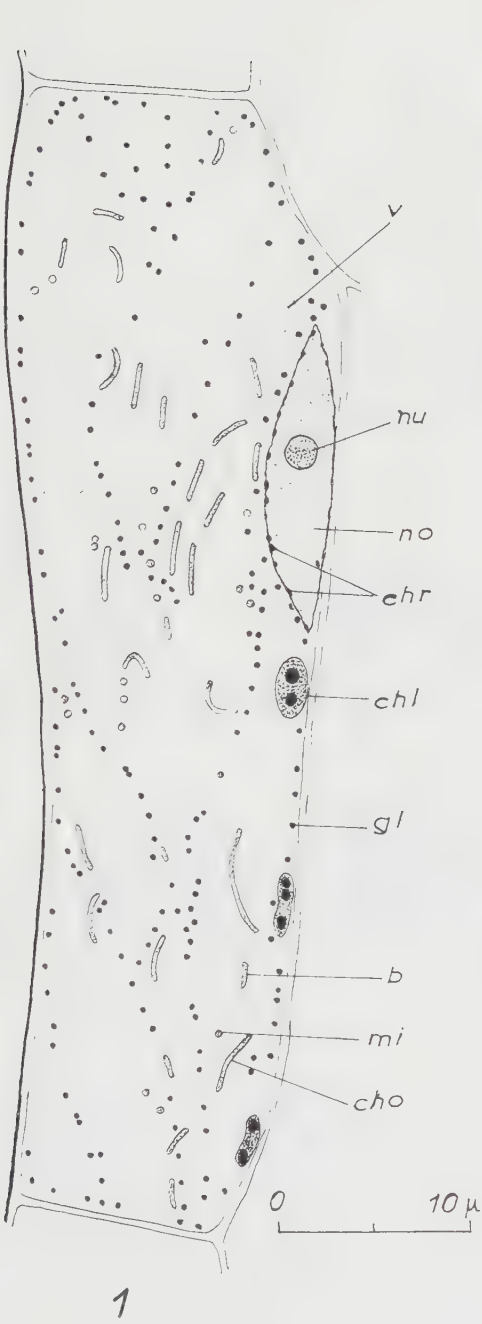


PLANCHE II
NOYAUX DE *D. INTERMEDIA*
(Helly-Feulgen).

- FIG. 1. — Noyau interphasique de l'anneau initial à chromocentres périphériques et périnucléolaires, et réseau très fin à mailles serrées.
- FIG. 2. — *Idem*, dans le méristème d'attente, mailles plus lâches du réseau.
- FIG. 3. — Noyau quiescent d'une cellule adulte (déchromatinisation).
- FIG. 4, 5 et 6. — Débuts de prophase en vue polaire et équatoriale.
- FIG. 7. — Télophase.
- FIG. 8. — Télophase plus avancée avec déchromatinisation et léger réseau.

NOYAUX DE *D. ROTUNDIFOLIA*
(Helly-Feulgen).

- FIG. 9. — Noyau interphasique du *corpus*.
- FIG. 10. — Noyau quiescent de la moelle avec des chromocentres pâles et un réseau presque invisible.
- FIG. 11. — Début de prophase avec réseau presque inexistant.
- FIG. 12. — Télophase.
- FIG. 13. — Télophase plus avancée avec déchromatinisation et léger réseau presque invisible.
- FIG. 14 et 15. — Noyaux apicaux axiaux interphasiques à réseau serré d'un renflement organisé d'un bourgeonnement pétioleaire.
- FIG. 16 et 17. — Noyaux à réseau très lâche de cellules du tissu mésophyllien moins différencié.
-



PLANCHE III
CYTOLOGIE DE L'EMBRYON DU *D. ROTUNDIFOLIA*
(Regaud-Mac Manus-Hématoxyline).

- FIG. 1. — Cellule-œuf fécondée à très gros nucléole (*nu*). *ch*, chondriosomes fins; *la*, minuscules leucoplastes amylières; *v*, petites vacuoles plus importantes vers la base (côté micropyle).
- FIG. 2. — Embryon allongé. Région *l+l'* à gros nucléoles; *h+h'+s*, à nucléoles plus petits.
- FIG. 3. — Embryon sphérique. Stade de dédifférenciation : leucoplastes amylières cantonnés dans la région basale, de croissance moins active, aux vacuoles plus importantes.
- FIG. 4. — Même stade chez le *D. intermedia*. Leucoplastes amylières encore présents dans la région sommitale par suite d'une amylogénèse générale plus intense. *v*, vacuoles à précipités sidérophiles (*pp*).
- FIG. 5. — Embryon aplati. Différenciation précoce (amylogénèse) de l'écorce (*ec*), de l'axe (*l'*); épiphyse (*l*) non amylière; hypophyse (*hy*), amylière.
- FIG. 6. — Embryon aplati plus évolué. L'amylogénèse (*la*, petits leucoplastes amylières) gagne les côtés de l'épiphyse avant l'initiation des cotylédons. *pd*, prodesmogène axial épargné par l'amylogénèse.
-

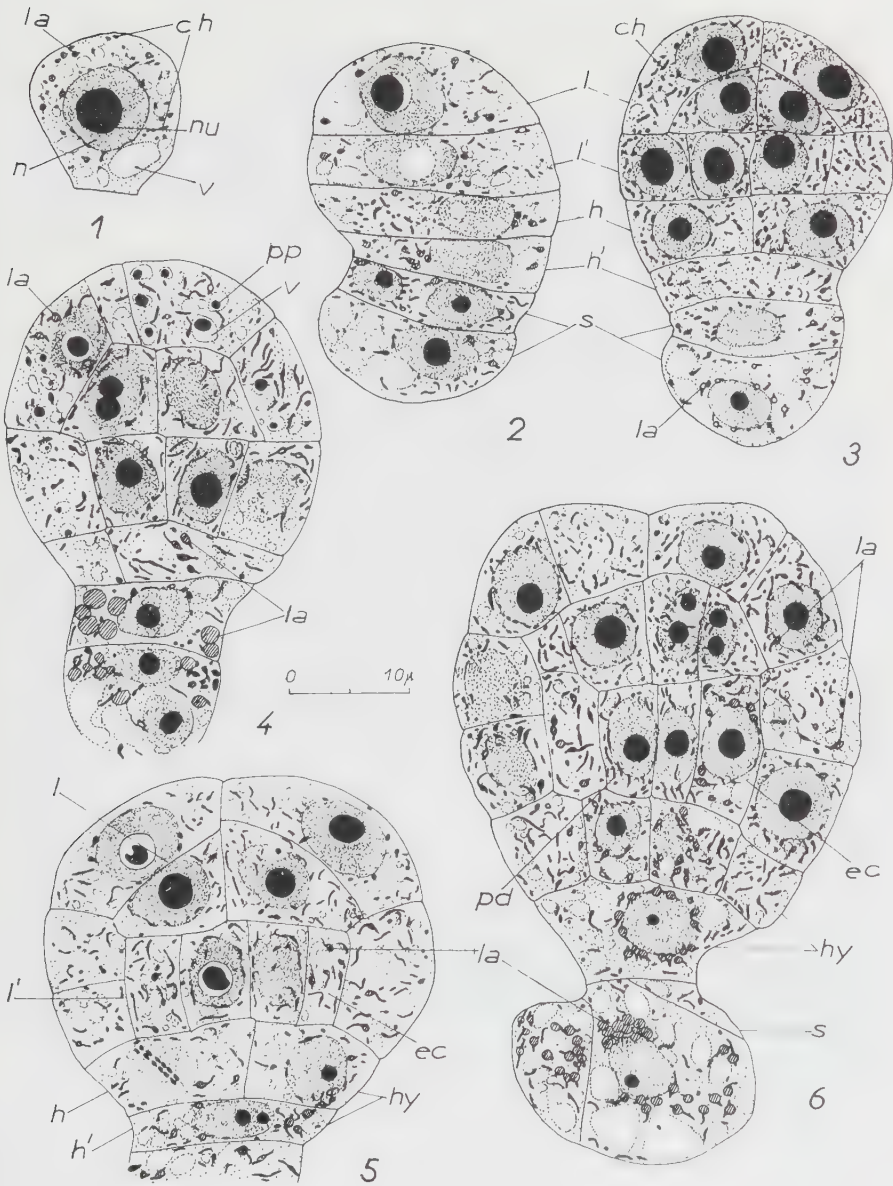


PLANCHE IV

CYTOLOGIE DE L'EMBRYON DU *D. ROTUNDIFOLIA* (fin) (Regaud-Mac Manus-Hématoxyline).

FIG. 1. — Initiation des cotylédons (*cot*) par les cellules latérales de l'apex (*l*) en voie de différenciation, à nombreux leucoplastes amylières (*la*) et petites vacuoles (*v*) en voie de développement. Méristème apical (*t*) et prodesmogène axial (*pd*), épargnés par l'amylogénèse. Région périphérique formée de tissus se distinguant par la grosseur des grains d'amidon : assise périaxiale ou endodermique; écorce primordiale (*ec*); assise externe.

ÉVOLUTION CYTOLOGIQUE DES TISSUS EMBRYONNAIRES JUSTE AVANT LA MATURATION DE LA GRAINE DU *D. ROTUNDIFOLIA* (Regaud-Hématoxyline, sauf la figure 2).

FIG. 2. — Observation vitale des vacuoles (*v*) d'une cellule cotylédonnaire. Les précipités protéiques (*pp*) sont colorés en rouge-orangé par le rouge neutre, le suc vacuolaire en rose pâle. Les globoides (*gl*) restent incolores.

FIG. 3. — Cellule apicale axiale de la deuxième assise tunicala la plus méristématique. Gros noyau (*n*), encore arrondi mais d'aspect structuré (aspect de début de prophase due à une perte d'eau et non à une mitose en cours); petit nucléole (*nu*) et vacuole périnucléolaire (*vn*); chondriome sous forme de mitochondries granuleuses très peu chromophiles; vacuoles aleuriques beaucoup plus petites en général que dans les autres tissus embryonnaires, avec précipités protéiques (*pp*) et parfois des globoides (*gl*).

FIG. 4. — Cellules du prodesmogène axial basal. Noyau allongé finement structuré. Petites vacuoles aleuriques (*v*) rondes ou allongées, avec précipités protéiques sidérophiles (*pp*) et globoides (*gl*). Nombreuses mitochondries granuleuses (*m*).

FIG. 5. — Cellules (*h* et *h'*) de l'hypophyse. Noyaux déjà déformés, également structurés. Petites vacuoles aleuriques uniquement à précipités protéiques sidérophiles dus à la fixation.

FIG. 6. — Cellule de l'assise corticale de l'axe hypocotylé, une des plus différenciées de l'embryon. Nombreuses vacuoles aleuriques arrondies plus grosses, avec précipités protéiques (*pp*) sous forme de lunule à la périphérie de la vacuole ou autour du globoides (*gl*), souvent très gros.

FIG. 7. — Cellule cotylédonnaire au début de la formation des réserves protéiques dans les vacuoles. Gros globoides (*gl*), formé le premier, seul présent dans la vacuole, avec parfois un ou plusieurs granules protéiques à la périphérie, parfois sous forme de lunule. Quelques leucoplastes amylières (*la*) en régression autour du noyau.

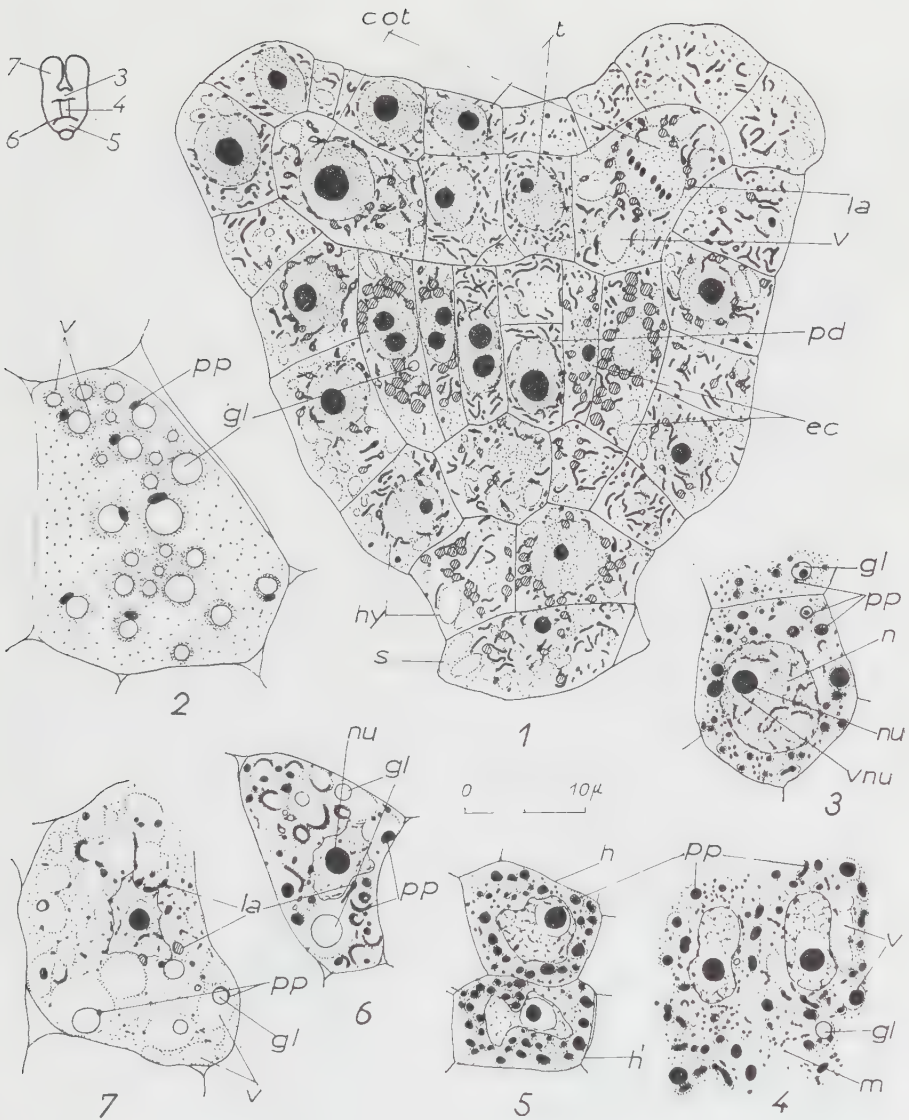


PLANCHE V

CYTOLOGIE DE L'ALBUMEN ET DES ENVELOPPES DE LA GRAINE DU *D. ROTUNDIFOLIA* EN COURS DE DÉVELOPPEMENT (Regaud-Mac Manus-Hématoxyline).

- FIG. 1. — Portion du sac embryonnaire après fécondation. Gros noyau à très gros nucléole (*nu*) du deuxième zygote, dont les divisions vont donner naissance à l'albumen. Tendance à la fragmentation du chondriome (*ch*), nombreux leucoplastes amylières, à peine différenciés (*la*). Vacuoles (*v*) grandes et petites.
- FIG. 2. — Région de la chalaze de l'albumen cœnocytaire (*ac*). Mode de sécrétion du bouchon cellulosique (*bc*) : paquets irréguliers de fibres (*f*) ; prolongements cytoplasmiques plus ou moins épais (*pc*).
- FIG. 3. — Portion d'albumen cœnocytaire périphérique (*ac*), bordant la lacune centrale, avec les trois membranes successives : *ma*, membrane fine de l'albumen provenant de l'ancien sac embryonnaire ; *mn*, membrane du nucelle ; *mi*, membrane sclérifiée du tégument interne (*i*). *la*, leucoplastes amylières ; *ch*, chondriosomes plus ou moins allongés ; *v*, vacuoles.
- FIG. 4. — Cellule de l'albumen finement cloisonné. Croissance de la cellule avant son recloisonnement, avec formation de grandes vacuoles (*gv*) ; *pv*, petites vacuoles ; *m*, membrane fine.
- FIG. 5. — Cellule de l'albumen recloisonné au début de l'intensification de l'amylogénèse au sein des leucoplastes amylières (*la*).
- FIG. 6. — Formation des réserves de l'albumen. Granules protéiques sidérophiles (*gp*), précipités par la fixation au sein des petites vacuoles (*pv*). Grossissement des plastes amylières (*pa*) réduisant le volume des grandes vacuoles (*gv*). Noyau lobé mais à nucléole encore très gros (*nu*).
-

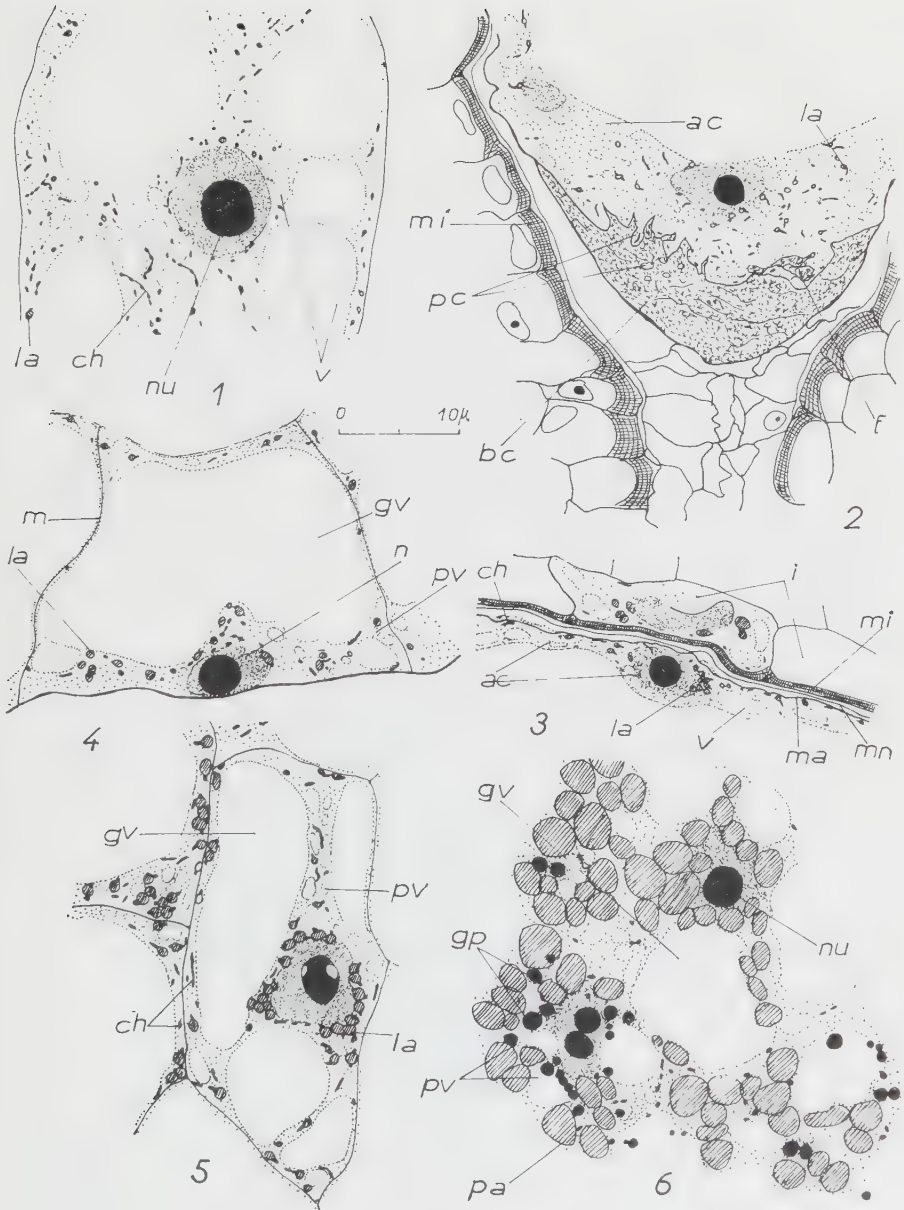


PLANCHE VI

CYTOLOGIE DE L'EMBRYON DU *DROSERA* AU RÉVEIL GERMINATIF, AVANT LES PREMIÈRES MITOSES

(Regaud-Hématoxyline).

Coupe longitudinale axiale d'un embryon de graine du *D. intermedia* à germination lente (9 jours d'étuve). Réveil germinatif marqué par les gros nucléoles (*nu*), la régularisation de la forme des noyaux (*n*) et la présence de vacuoles aleuriques (*va*) formant parfois un début de réseau (*rv*), avec encore des précipités protéiques sidérophiles (*pp*) et des globoïdes (*gl*). Chondriome (*ch*) surtout allongé.

FIG. 1. — Région apicale axiale de l'épicotyle (*ep*). Région plus méristématique, malgré un paraplasme abondant. Leucoplastes plus petits que dans les cellules voisines. Vacuoles aleuriques en général plus petites également. Quelques vacuoles gonflées et confluentes, en réseau (*rv*). Cellules cotylédonnaires (*cot*) à chondriome peu chromophile, en partie seulement visible, comprenant déjà des chondriocontes. Prodesmogène axial (*pd*), à plastes plus importants que dans le méristème racinaire (fig. 2, *mrs*).

FIG. 2. — Région apicale racinaire. Cellules de l'hypophyse (*hy*) à vacuoles aleuriques (*va*) dépourvues de globoïdes. Nucléoles petits, pas de reprise de croissance immédiate sauf dans l'une des cellules terminales (*h'*) qui va bientôt se diviser. Méristème racinaire subterminal (*mrs*), à très gros nucléoles, laissant prévoir une croissance active. Pas encore de tannins dans l'assise externe (*ae*).

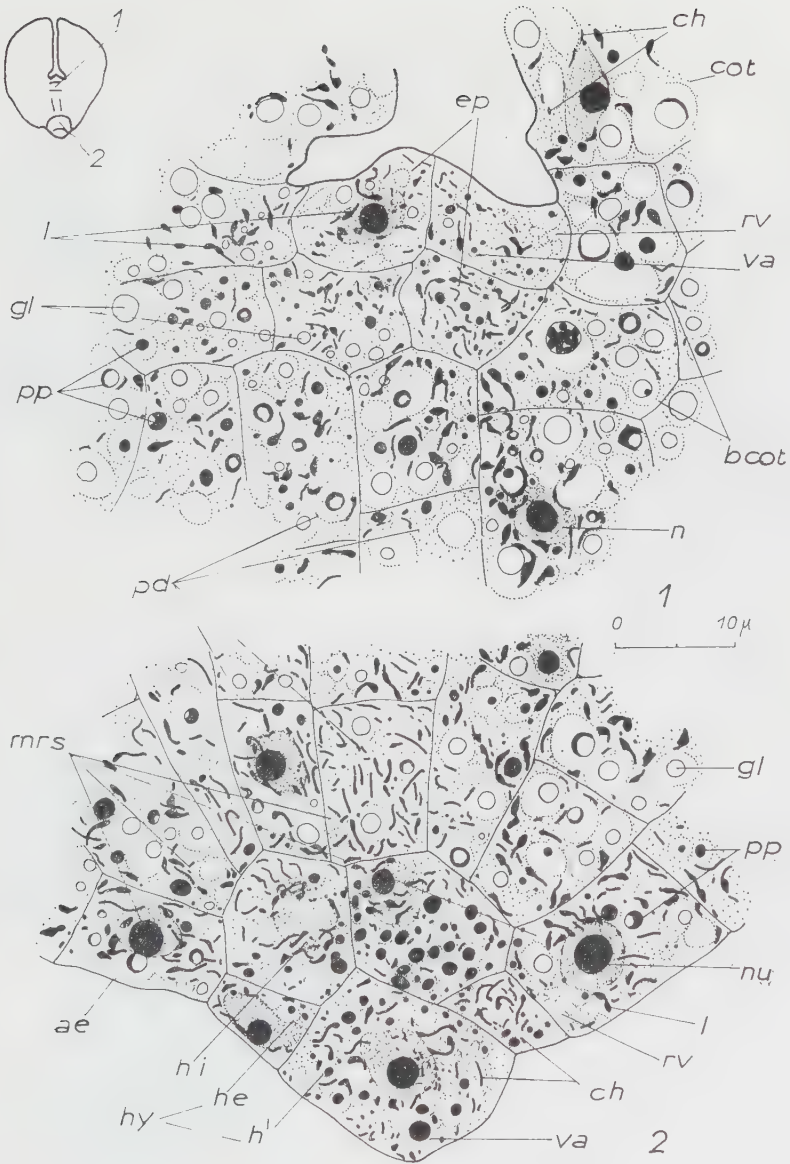


PLANCHE VII
CYTOLOGIE DE L'EMBRYON DU *D. ROTUNDIFOLIA*
AU RÉVEIL GERMINATIF,
LORS DES PREMIÈRES MITOSES
 (Regaud-Hématoxyline).

Coupe longitudinale axiale intercotylédonnaire. Digestion plus poussée des réserves aleuriques : précipités protéiques (*pp*) réduits; globoïdes (*gl*) moins nombreux. Présence de nombreux leucoplastes (*l*), plus gros dans l'axe hypocotylé supérieur (*ah*). Le chondriome (*ch*) est très peu chromophile dans cet échantillon, en particulier dans la région hypophysaire (*hy*), où les chondriosomes sont peut-être plus nombreux en réalité.

FIG. 1. — Région épicotytaire (*ep*). Cellules du début de l'initiation foliaire *i₁* (division péricline latérale de l'assise sous-épidermique, *ase*), davantage touchées par la différenciation des plastes que la région axiale (*ra*) à chondriosomes fins, vacuoles plutôt chondriomiformes et leucoplastes peu nombreux. Mais inactivité de (*ra*) marquée par la petitesse des nucléoles et la densité relativement faible du cytoplasme.

FIG. 2. — Région radiculaire encore dépourvue de coiffe. Hypophyse (*hy*) inactive à réseau vacuolaire (*rv*) plus ou moins fin, noyaux parfois irréguliers, toujours à petits nucléoles et à cytoplasme peu dense. Leucoplastes probablement amyli-fères (*la*).

CYTOLOGIE DE L'APEX RADICULAIRE DU *D. ROTUNDIFOLIA*
A LA GERMINATION DE LA GRAINE,
PEU AVANT LA SORTIE DE LA RADICULE (germination de 9 jours)
 (Regaud-Hématoxyline).

FIG. 3. — Coupe longitudinale axiale du méristème radiculaire à la reprise de la croissance de l'hypophyse. Cellules hypophysaires internes (*hi*) très grandes, à gros nucléole, à réseau vacuolaire (*rv*) assez fin et très dense. Nombreux petits leucoplastes amyli-fères (*la*). Membranes moins fines, avec méats du côté des cellules hypophysaires (*h'*) et (*he*) externes. Cellules (*he*) et (*h'*) plus différenciées à réseau vacuolaire tannifère important (*rvt*), à leucoplastes (probablement chloroplastes) amyli-fères plus gros. Méristème radiculaire subterminal (*mrs*), en croissance assez active, à gros nucléoles. Présence de leucoplastes amyli-fères dans l'assise corticale (*ac*) comme dans les cellules (*hi*), mais réseau vacuolaire moins important. Assise externe (*ae*) à tannins.

PLANCHE VII



PLANCHE VIII

CYTOLOGIE DE LA JEUNE GERMINATION DU *D. ROTUNDIFOLIA* (Regaud-Hématoxyline).

FIG. 1. — Région apicale épicotylaire lors de la première organogénèse foliaire. Coupe longitudinale axiale intercotylédonnaire. Tendance plus accentuée à la différenciation de la région latérale (*rl*) du méristème apical et de la base de l'initium-primordium *ip₁*, en même temps que celle de l'axe hypocotylé (*ah*), sous-jacent : grossissement des leucoplastes et leur transformation en chloroplastes *chl*, formation d'un réseau vacuolaire plus grossier (*rvg*). Réserve de la région axiale (*ra*) du méristème apical encore inactif. Absence de plastes évolués. Chondriosomes fins. Cependant, proplastes (*pro*) nombreux, petites vacuoles souvent anastomosées en réseau fin, mais important, et nucléoles peu gros. Le prodesmogène supérieur (*pd*) également un peu épargné par la formation de plastes. *ip₁* caractérisé par l'abondance des chondriosomes et de petits plastes, un cytoplasme dense et de gros nucléoles.

FIG. 2. — Début de l'activité de la région apicale axiale (*ra*) (division péricline de l'assise sous-épidermique *ase*). Coupe longitudinale axiale passant par les cotylédons. Réseau vacuolaire fin (*rvf*) ou fragmenté (*vf*). Nucléoles plus gros. Parfois, présence de vacuoles plus renflées (*v*) (apex peu actif). Cellules également actives de la base des cotylédons (*bcot*), avec abondance particulière des chondriosomes et des proplastes. Mais certains sont renflés en chloroplastes, absents dans les cellules apicales axiales. Cellules cotylédonnaires (*cot*) ou corticales (*ec*) à nombreux chloroplastes et réseau vacuolaire grossier (*rvg*). Début du procambium axial (*pr*) (première trace foliaire) de l'axe hypocotylé (réduction des plastes).

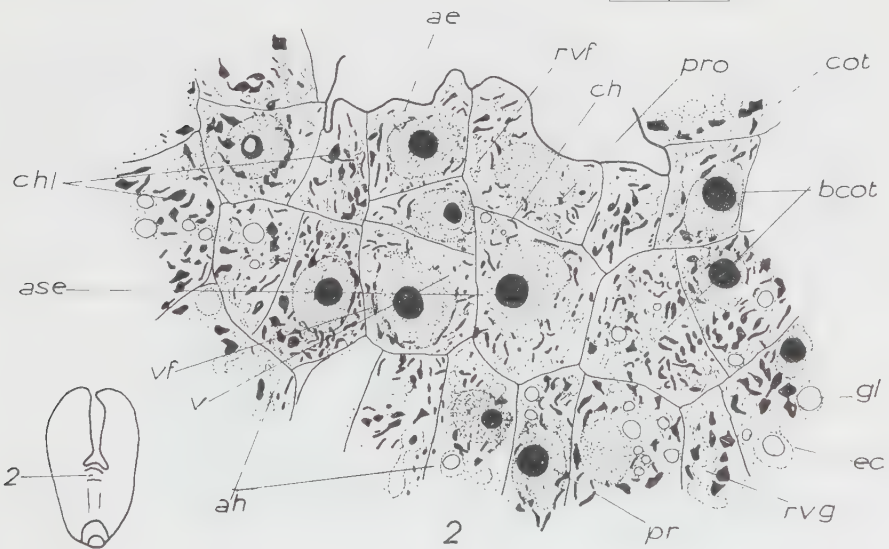
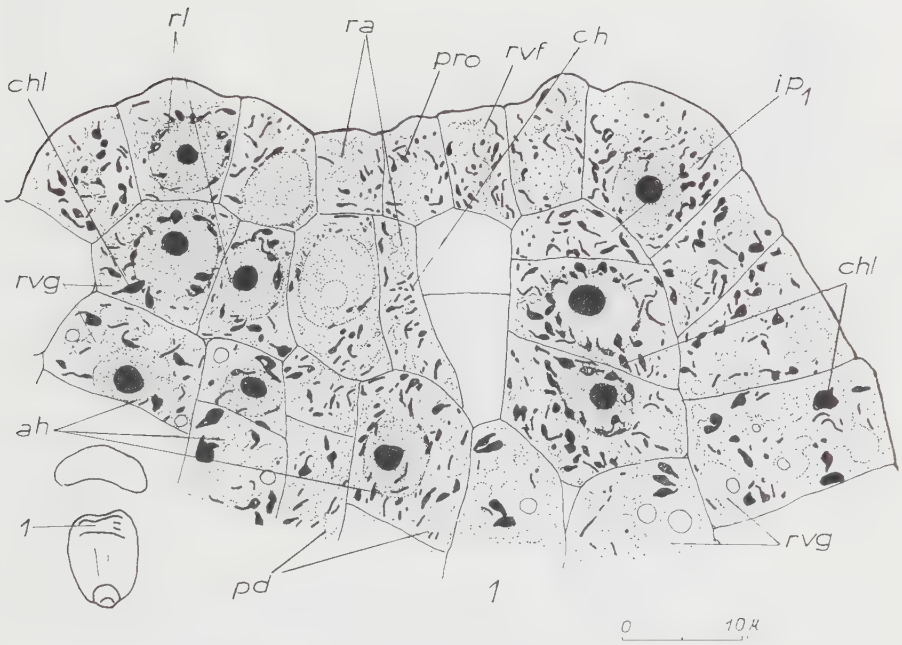


PLANCHE IX

CYTOLOGIE DE L'APEX DE LA JEUNE RACINE SÉMINALE DU *D. ROTUNDIFOLIA* LORS DE LA FORMATION DE LA COIFFE (Regaud-Fuchsine d'Altmann).

FIG. 1. — Apex radiculaire d'une germination au stade de cotylédons dans la graine. Coupe longitudinale axiale. Méristème radiculaire subterminal (*mrs*) encore actif, surtout dans la partie centrale (*mrs*c) plus méristématique. Nouveau méristème hypophysaire (*hy*) construisant la coiffe et sans doute l'écorce, provenant de la division des cellules hypophysaires internes (*hi*). Restes de membranes anciennes (*r*) et de méats (*m*) appartenant aux anciennes cellules (*hi*). Cellules supérieures plus méristématiques que les cellules inférieures à gros grains d'amidon (*ga*) et vacuoles tannifères (*vt*), ou que les cellules latérales à leucoplastes importants (*l*) et vacuoles devenant tannifères. Cellules externes (*he*) et (*h'*) encore plus différenciées (grosses vacuoles *gvt*, noyau réduit). *cpa*, cellule-mère d'un poil absorbant à très gros nucléole. Noter la différenciation précoce de l'axe radiculaire.

CYTOLOGIE DE L'APEX CAULINAIRE DE LA JEUNE GERMINATION DU *D. ROTUNDIFOLIA* (Regaud-Hématoxyline).

FIG. 2. — Méristème apical réduit à la surrection du deuxième primordium foliaire *p*₂. Coupe longitudinale axiale passant par les deux premières feuilles *e*₁ et *p*₂. Pas encore de zonation apicale. Cellules de l'assise épidermique (*ae*), à réseau vacuolaire tannifère (*rvt*). Cellules de l'assise sous-épidermique (*ase*) provisoire à réseau vacuolaire fin (*rvf*). Chondriome fin mais peu chromophile (*ch*), proplast (pro). *Corpus* (*c*) à proplast un peu plus nombreux. La différenciation des tissus (gros chloroplastes amylières *chla*, gros réseau vacuolaire *grv*) monte très haut et atteint le méristème apical déjà à l'aisselle de *e*₁ et la base du *corpus* (petits plastes *chla* et réseau vacuolaire devenant grossier, *rvg*).

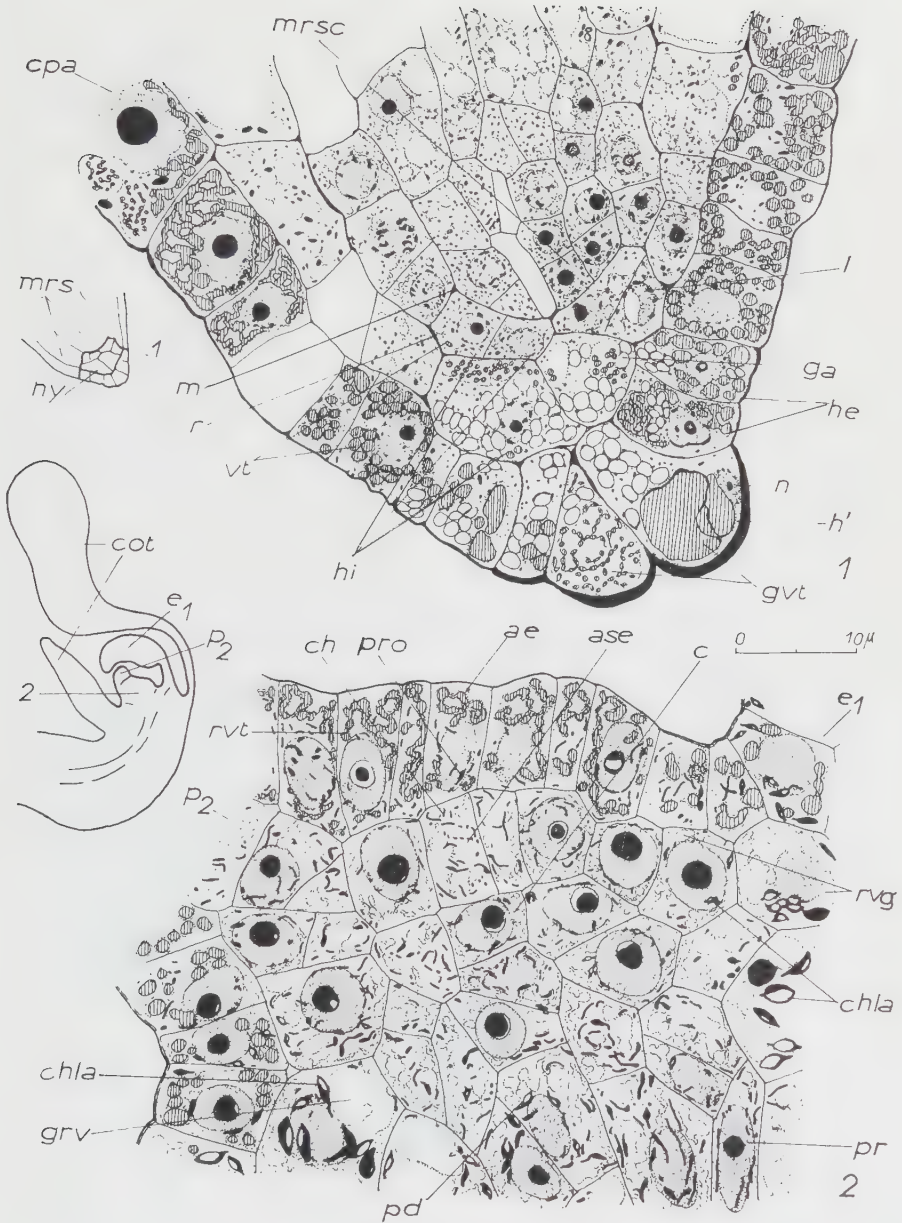


PLANCHE X

CYTOLOGIE DU PÉTIOLE NORMAL OU CULTIVÉ *IN VITRO*
DU *D. ROTUNDIFOLIA*
(Regaud-Hématoxyline).

FIG. 1. — Cellule épidermique normale en coupe longitudinale. Gros chloroplastes *chl*; *am*, amidon; *vt*, grande vacuole unique avec précipités tannifères (*t*) dus à la fixation; *ch*, chondriosomes; *cy*, cytoplasme pariétal.

FIG. 2. — Chloroplastes amylières composés, formés au cours de la culture *in vitro* du pétiole. a) Amincissement des parois plastidiales. b) et c) Condensation de matière plastidiale (*mp*) et régression de l'amidon (*am*).

FIG. 3. — Cellule épidermique au début de la dédifférenciation, après 15 jours de culture *in vitro*. Grossissement du nucléole (*nu*) et régression de l'amidon (*am*) au sein des chloroplastes (*chl*).

FIG. 4. — Premier stade de la division des cellules épidermiques (16 jours de culture *in vitro*). Gros noyau presque sphérique, à très gros nucléole (*nu*). Réseau vacuolaire grossier (*vt*) et division des chloroplastes (*chl*).

FIG. 5. — Pré-renflement allongé formé à partir de l'épiderme (*ep*). Dédifférenciation plus poussée de la région médiane à réseau vacuolaire plus fin (*vtf*), à chloroplastes (*chl*) plus minces et à chondriosomes fins (*ch*) assez fragmentés, plus nombreux. Cellule mésophyllienne (*me*) non encore divisée, à chloroplastes amylières composés (*chla*).

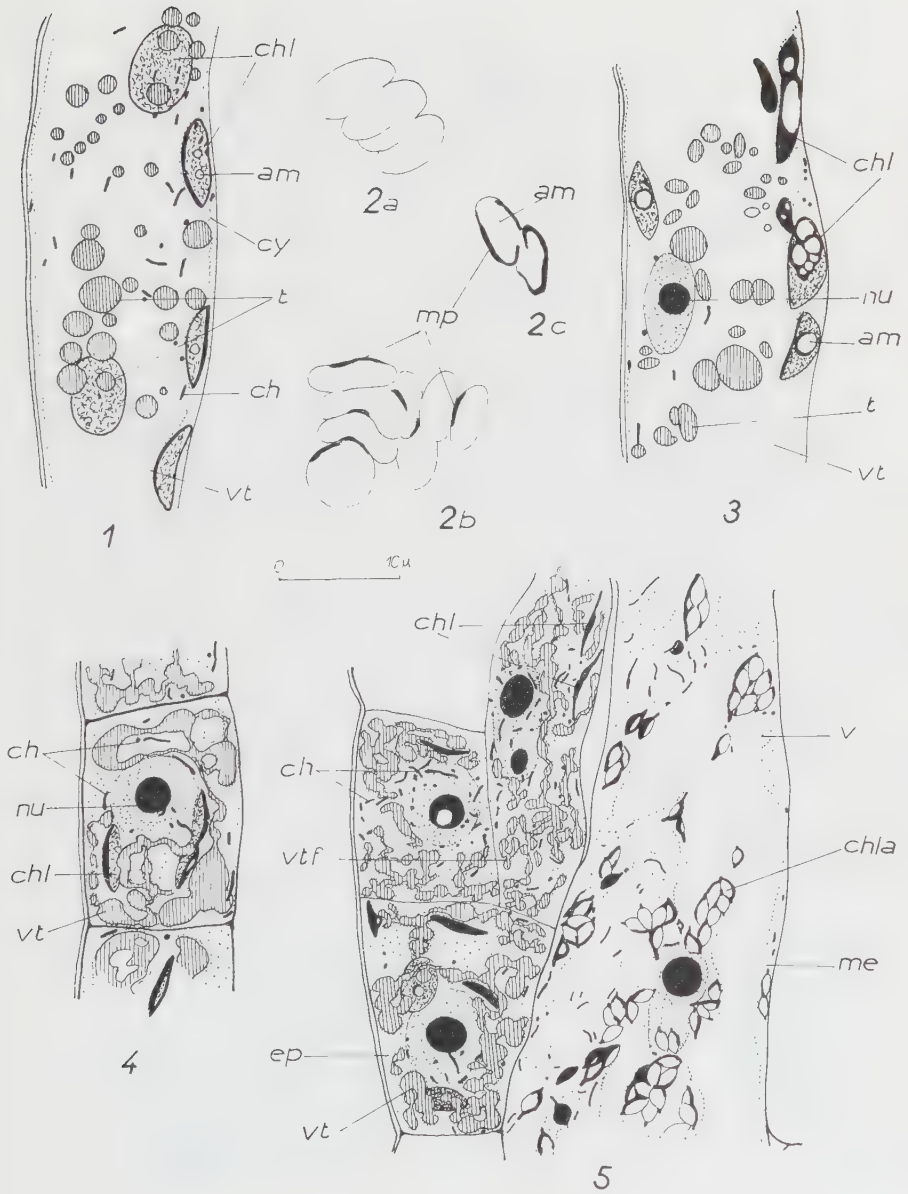


PLANCHE XI

CYTOLOGIE DU BOURGEONNEMENT PÉTIOLAIRE DU *D. ROTUNDIFOLIA* (Regaud-Hématoxyline).

FIG. 1. — Renflement arrondi, organisé, d'origine épidermique. Assise épidermique nouvelle très tannifère (*aet*). *Corpus* (*c*) beaucoup moins tannifère. Pôle apical axial plus méristématique par suite de la présence de cellules latérales (*cl*) à réseau vacuolaire plus grossier (*vt*), encore entièrement tannifère, et à chloroplastes (*chl*) plus gros que dans les cellules axiales (*ca*); *v*, vacuoles n'ayant plus de tannins; *p*, petits plastes; chondriosomes (*ch*) très peu chromophiles, difficiles à distinguer.

Cellules d'origine mésophyllienne (*me*) avec encore des chloroplastes amyli-fères.

FIG. 2. — Renflement organisé un peu plus évolué, à deux écailles foliaires en formation, *p*₁ et *i*₂. a) Premier primordium foliaire *p*₁ peu méristématique, avec encore des vacuoles tannifères (*vt*) sous-épidermiques en réseau et de nombreux plastes (*p*) différenciés près du sommet, par suite d'une différenciation dorsale (*dd*) et ventrale (*dv*) très précoce. *ch*, chondriosomes peu chromophiles. b) Cellules apicales de la *tunica* unisériée (*t*) et du *corpus* (*c*), assez méristématiques, à cytologie peu différente. *chr*, chromosomes.

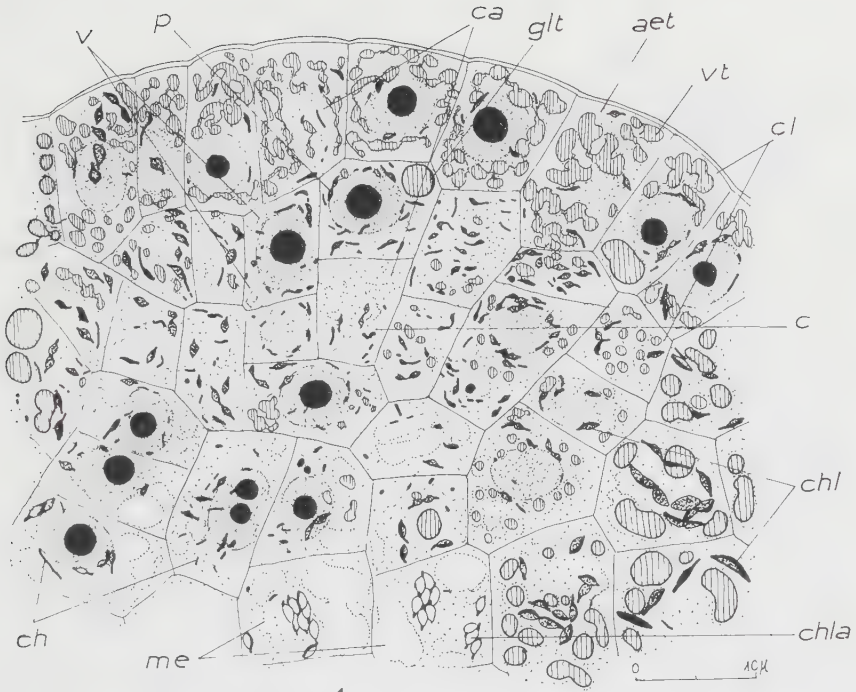


PLANCHE XII

CYTOLOGIE DU POINT VÉGÉTATIF DU *D. ROTUNDIFOLIA*

Plante de deuxième année poussant dans la nature au stade de semi-rosette.

(Regaud-Hématoxyline).

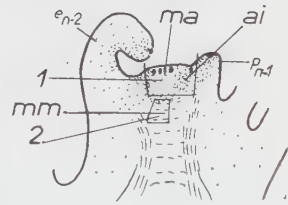
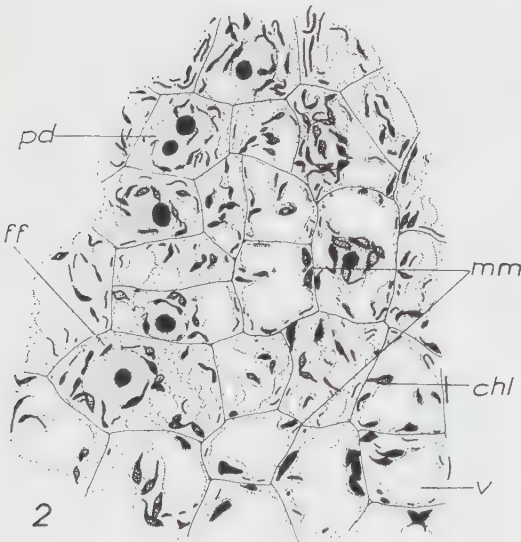
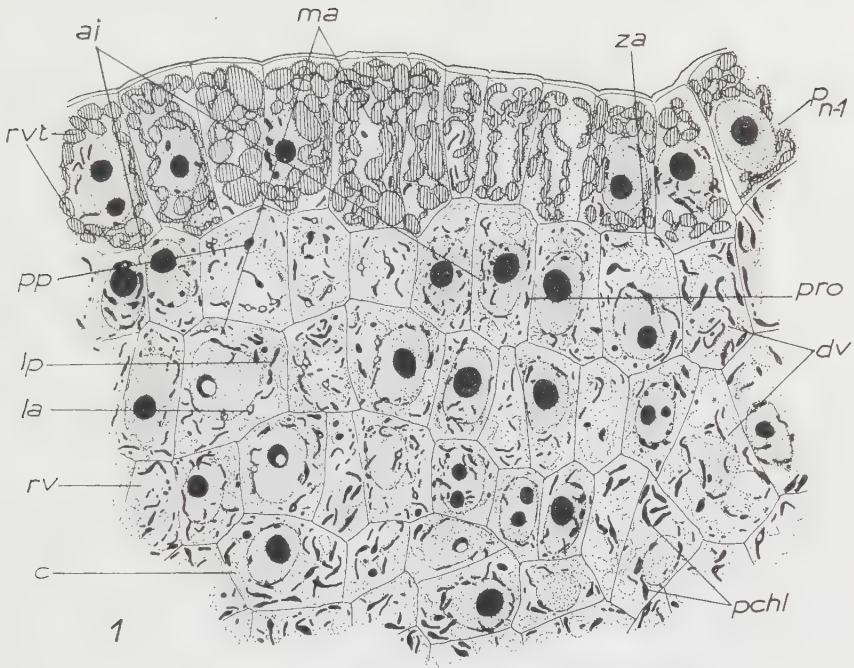
FIG. 1. — Dédifférenciation de l'anneau initial (*ai*), marquée par des cellules plus étroites, avec des noyaux à nucléoles plus gros, des chondriosomes fins plus nombreux, des vacuoles (*rv*, *rvf*) souvent anastomosées en réseau plus fin que dans le méristème d'attente (*ma*). Proplastes (*pro*) dans l'anneau initial. Présence de plastas amylières (*la*) ou non (*lp*) dans le méristème d'attente moins méristématique.

Différenciation commençante précoce des cellules apicales dans la zone axillaire (*za*) du primordium foliaire $p(n-1)$, à la suite de la différenciation ventrale (*dv*) du primordium : plastas plus gros, chlorophylliens (*pchl*), réseau vacuolaire (*rv*) plus grossier.

Cellules de la base du *corpus* (*c*) donnant naissance au méristème médullaire (*mm*), à nucléoles un peu plus gros que dans le méristème d'attente (*ma*). Pas de leucoplastes amylières.

FIG. 2. — Différenciation progressive du méristème médullaire (*mm*), marquée par le grossissement des plastas chlorophylliens (*chl*) et la formation de grandes vacuoles (*v*).

Le prodesmogène latéral (*pd*), à plastas plus petits, se différencie de la même manière, mais moins vite, au niveau de la fenêtre foliaire (*ff*) de l'ébauche $e(n-2)$.



0 10μ

PLANCHE XIII
CYTOLOGIE DU POINT VÉGÉTATIF DU *D. INTERMEDIA*
au réveil du bourgeon d'hiver
(Regaud-Hématoxyline).

Cytoplasme particulièrement riche en chondriosomes et en plastes. Noyaux à nucléoles généralement très gros. Différenciation précoce des chloroplastes jusque dans la *tunica* du méristème d'attente.

FIG. 1. — Dédifférenciation de l'anneau initial (*ai*) au niveau d'une section latérale de l'initium-primordium *ip* ($n-1$). Nombreux chondriocontes fins (*cho*) et proplastes allongés (*pro*). Absence de chloroplastes. Réseau vacuolaire fin parfois résolu en petites vacuoles (*v*).

Différenciation des cellules du méristème d'attente (*ma*), marquée par la présence de plastes chlorophylliens (*chl*) et de plastes amylières (*la*). Réseau vacuolaire un peu plus grossier, parfois à précipités sidérophiles (*pp*).

FIG. 2. — Différenciation rapide des cellules du méristème médullaire (*mm*) : gros plastes chlorophylliens (*chl*), vacuoles (*v*) plus ou moins anastomosées en réseau grossier.

Le prodesmogène latéral se différenciant à partir de la base du *corpus* : mais proplastes et plastes chlorophylliens moins évolués que dans le méristème médullaire axial. *ch*, chondriosomes plus ou moins chromophiles.

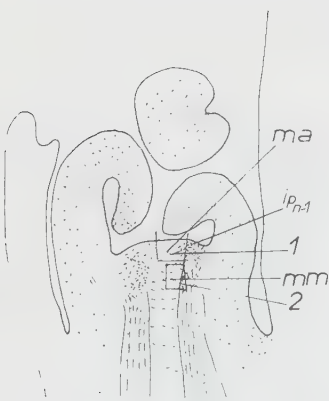
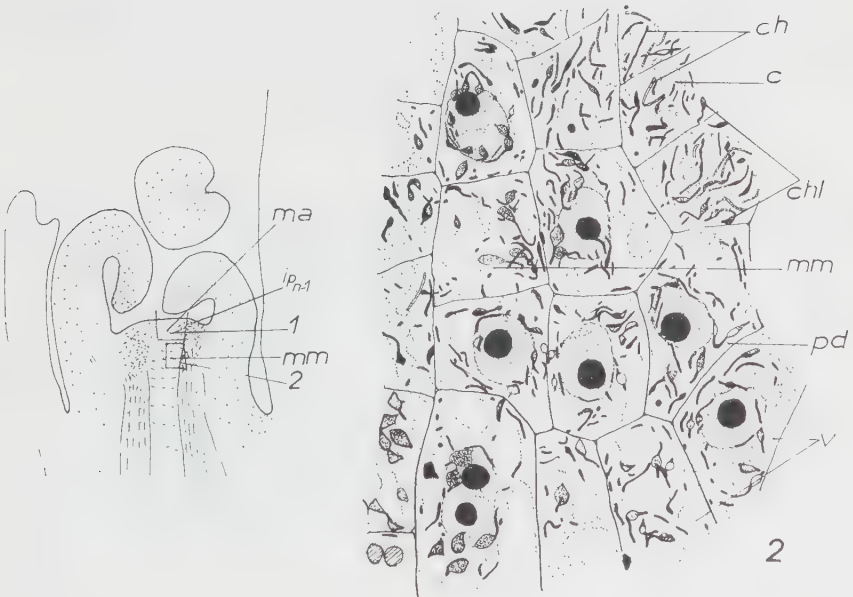
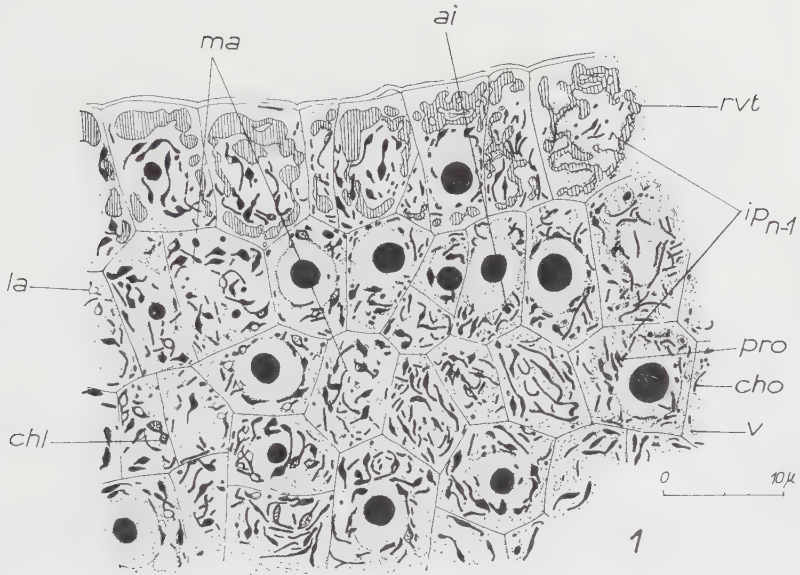


PLANCHE XIV

CYTOLOGIE DU POINT VÉGÉTATIF DU *D. INTERMEDIA*

Plante en rosette de plusieurs années.

(Regaud-Hématoxyline).

FIG. 1. — Coupe longitudinale voisine de l'axe. Cytologie différente de celle du bourgeon d'hiver à son réveil de la planche XIII, par une différenciation plus rapide du système vacuolaire, et un cytoplasme moins dense.

Zonation particulièrement apparente.

Méristème d'attente (*ma*) à cytoplasme peu dense. Réseau vacuolaire assez grossier (*rv*), tannifère (*rvt*) dans l'assise épidermique. Chondriosomes et proplastés (*pro*) plutôt fragmentés. Présence de plastés amylières (*la*) assez nombreux.

Anneau initial (*ai*), à cellules plus étroites (secteur de régénération). Réseau vacuolaire assez fin ou petites vacuoles. Nombreux chondriosomes (*ch*), surtout fragmentés, et proplastés (*pro*).

Méristème médullaire (*mm*) s'individualisant à partir du *corpus*. Différenciation précoce de chloroplastes (*chl*). Réseau très grossier des vacuoles.

Prodesmogène (*pd*) à chloroplastes moins gros. Chondriosomes plutôt allongés.

Différenciation ventrale (*dv*) à la base de la zone axillaire du primordium foliaire marquée surtout par le gonflement des vacuoles.

CYTOLOGIE DU POINT VÉGÉTATIF DU *D. ROTUNDIFOLIA*

(Regaud-Hématoxyline).

FIG. 2. — Coupe longitudinale à travers un point végétatif âgé. Début d'altération cellulaire : retrait du contenu cellulaire, réseau vacuolaire un peu trop gonflé, tendance à la fragmentation et au gonflement du chondriome.

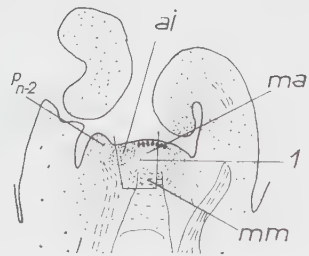
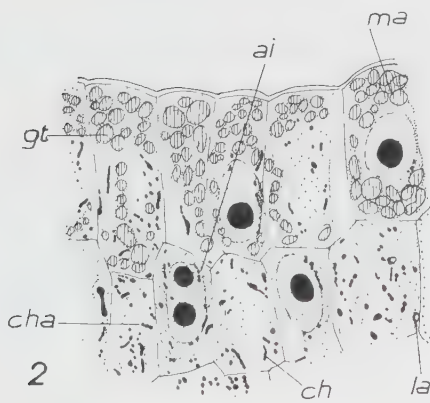
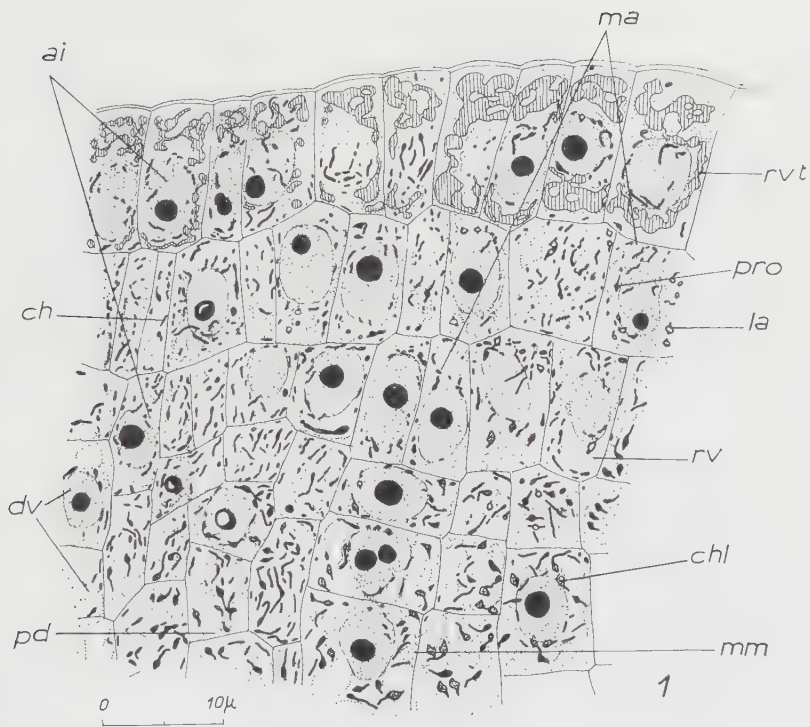


PLANCHE XV

ÉVOLUTION CYTOLOGIQUE DE LA ZONE AXILLAIRE
ET SA TRANSFORMATION EN UN INITIUM GEMMAIRE
CHEZ LE *D. INTERMEDIA* AU STADE VÉGÉTATIF
(Regaud-Hématoxyline).

Coupes transversales à des niveaux indiqués par les schémas.

FIG. 1. — Zone axillaire (*za*) du primordium *p*(*n*—2). Début de différenciation de la base de l'anneau initial (*ai*). Nucléoles plus petits et proplastés (*pro*) plus avancés que dans les cellules du primordium ou celles du reste de l'anneau initial (*ai*).

FIG. 2. — *Idem*, au niveau de l'ébauche *e*(*n*—3). Différenciation plus nette de la zone axillaire (*za*). Nucléoles encore plus petits, proplastés (*pro*), en partie renflés en plastés (*p*). Vacuolisation commençante de cette zone, un peu plus accentuée que celle du méristème parenchymateux ventral (*mpv*) de l'ébauche, plus sensible sur les coupes plus basses.

Initium foliaire âgé (*in*) à cellules très méristématiques faisant partie de l'anneau initial. Chondriosomes fins et fréquents. Vacuoles souvent chondriomiformes. Proplastés dans l'(*ai*) voisin.

FIG. 3. — Zone axillaire (*za*) au niveau de l'ébauche *e*(*n*—5), se différenciant moins vite que le parenchyme ventral (*pv*) de l'ébauche, et que le méristème parenchymateux cortical (*mpc*). Elle forme un début d'initium gemmaire (*ig*). Vacuolisation restreinte, léger grossissement des proplastés, début de grossissement des nucléoles; *pd*, prodesmogène méristématique à très gros nucléoles.

FIG. 4. — Initium gemmaire très réduit, à l'aisselle de l'ébauche *e*(*n*—8). Cellules axiales (*ca*) plus méristématiques que les cellules latérales (*cl*) où s'individualisent déjà des chloroplastes (*chl*) et des vacuoles tannifères (*vt*) assez grosses.

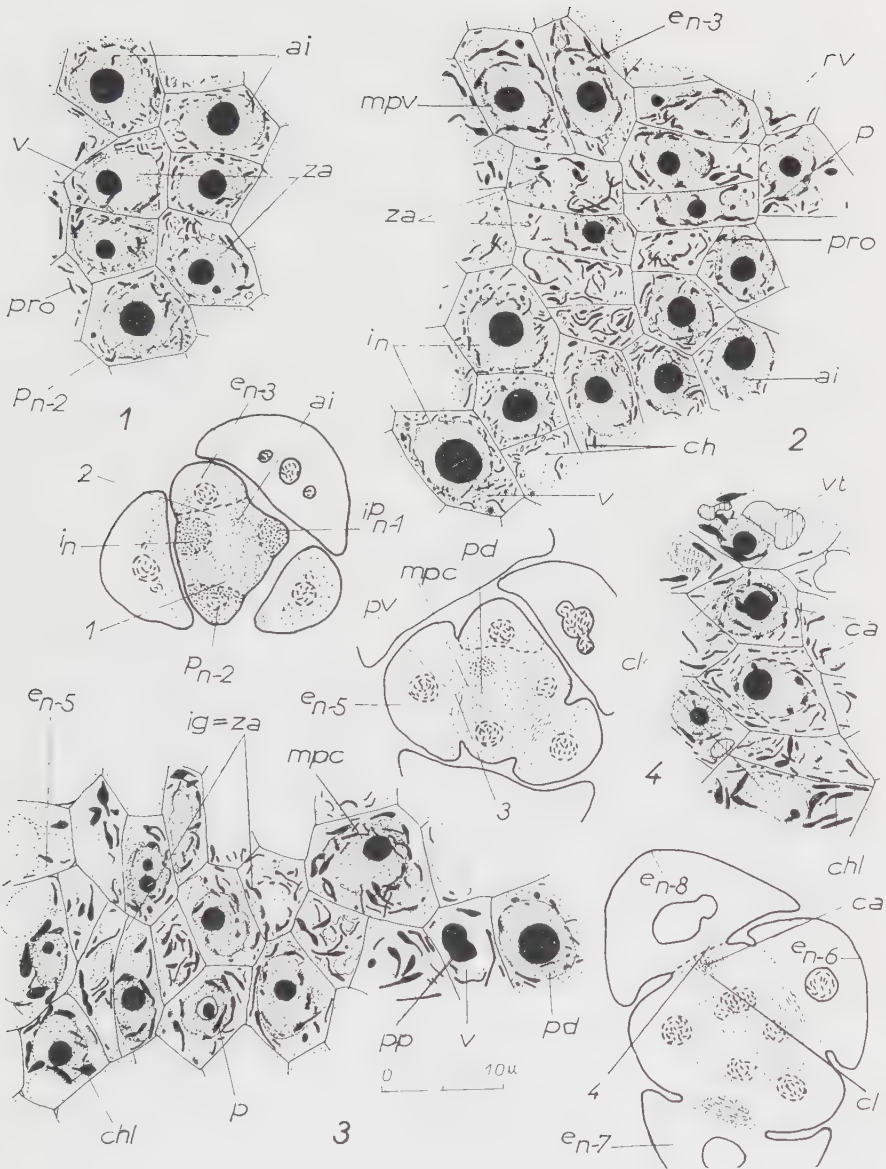


PLANCHE XVI

CYTOLOGIE APICALE LORS DU PASSAGE A L'ÉTAT INFLORESCENTIEL DU *D. ROTUNDIFOLIA* (Regaud-Hématoxyline).

FIG. 1 et SCHÉMA 1'. — Cytologie apicale au début du passage à l'état inflorescentiel. Coupe longitudinale axiale.

FIG. 1. — Dédifférenciation des cellules apicales axiales. *v*, vacuoles chondriosomiformes; *rv*, réseau vacuolaire fin; *rvt*, *idem*, tannifère dans l'assise superficielle (*ae*); *pp*, précipités intravacuolaires sidérophiles probablement protéiques; *ch*, chondriosomes courts peu chromophiles; *pro*, proplastes; *ae*, *ase*, assises tunicales; *c*, partie axiale du *corpus*. 1', schéma correspondant de la zonation apicale; *a*, initium bractéal; *m*, manteau méristématique; *pi*, pédoncule inflorescentiel; *mm*, méristème médullaire végétatif; *mmi*, *idem*, inflorescentiel; *pr*, procambium; *zan*, début du point végétatif secondaire.

FIG. 2 et SCHÉMA 2'. — Cytologie apicale à un stade un peu plus avancé. Coupe longitudinale, sagittale à la bractée.

FIG. 2. — Début de différenciation de la zone axillaire bractéale (*za*) — la zone florale (*zf*) étant cytologiquement semblable aux cellules axiales (fig. 1) — avec un réseau vacuolaire (*rv* et *rvt*), plus grossier, des nucléoles plus petits et des proplastes (*pro*) plus nombreux et plus gros, surtout dans le *corpus* (*c*). 2' schéma de la zonation apicale correspondante. *pd*, prodesmogène.

FIG. 3, 4, 5 et SCHÉMA 3'. — Cytologie de l'apex au premier partage inflorescentiel. Coupe longitudinale axiale.

FIG. 3 et 4. — Cellules dédifférenciées du manteau méristématique (*m*), choisies dans le primordium floral *fl*₁ (3) et dans le bourgeon axillaire *b*₁ (4) développé en un nouveau méristème inflorescentiel homogène. Cellules plus dédifférenciées en (3) dans les 2 assises tunicales (*ae*, *ase*), avec des vacuoles chondriosomiformes (*v*, *vt*), parfois plus grosses (défaut de fixation), à précipités sidérophiles (*pp*) ou tannifères (*t*), tandis qu'elles sont en partie confluées en réseau (*rv* et *rvt*) dans (4). *ch*, chondriosomes fins plus fragmentés dans (3) que dans (4). Présence de proplastes (*pro*) dans (4) seulement, surtout dans le *corpus* (*c*).

FIG. 5. — Cellules du massif parenchymateux porte-méristème (*mp*), se différenciant à partir de la base du *corpus* (*c*) du manteau (*m*). Réseau vacuolaire devenant grossier (*rvg*); proplastes (*pro*) se renflant en petits plastes (*p*).

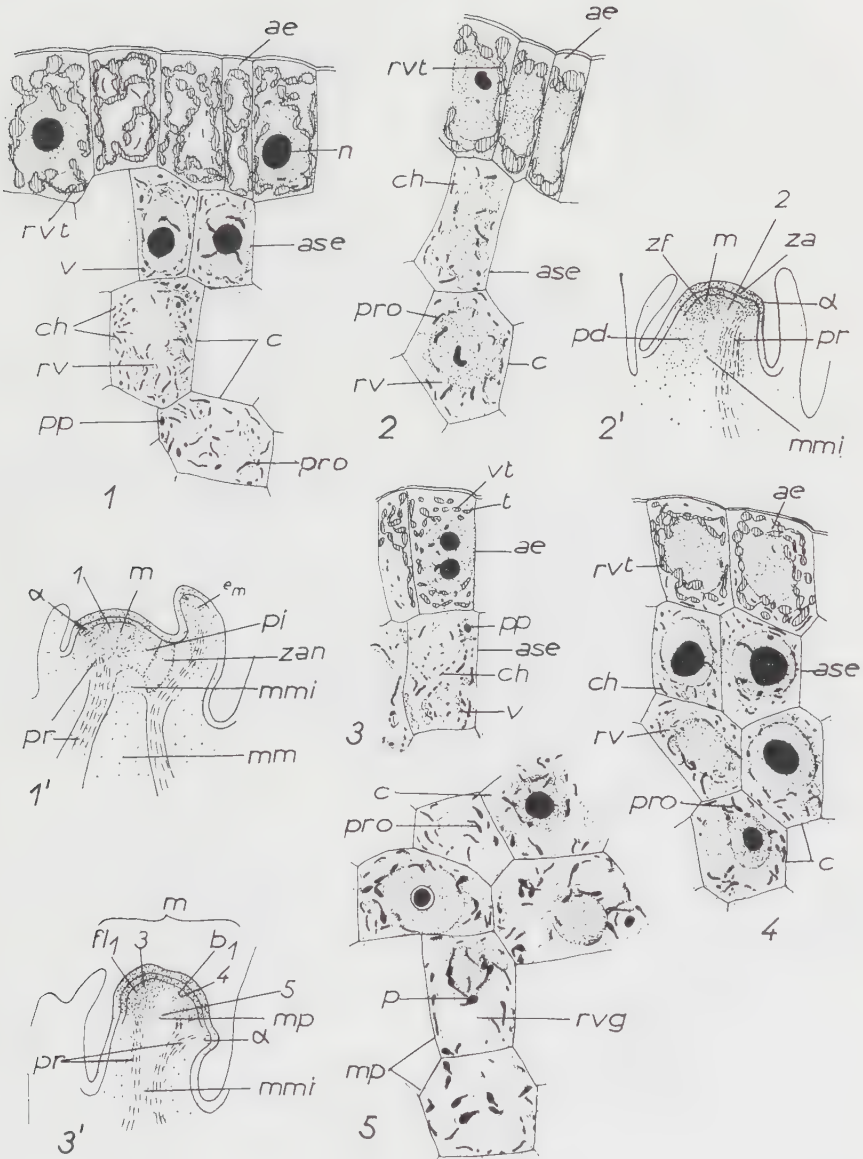


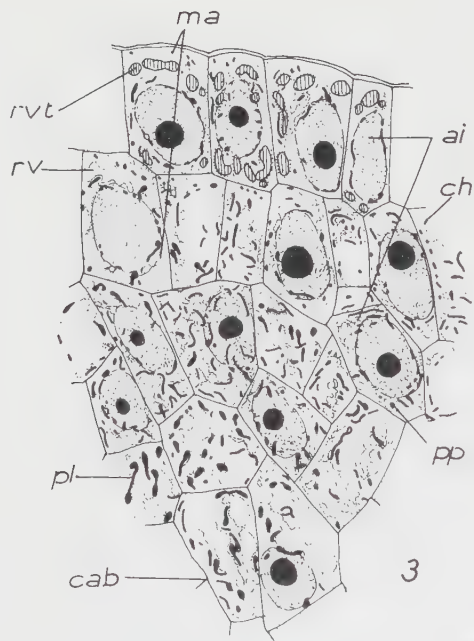
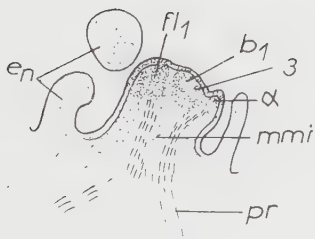
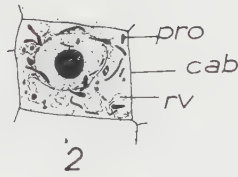
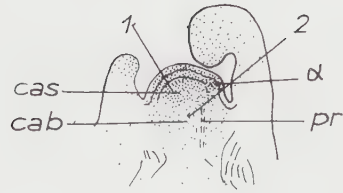
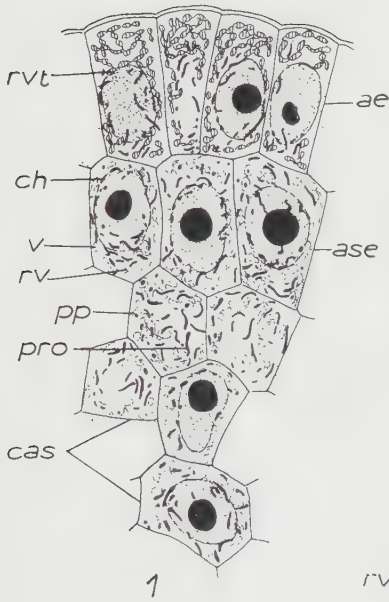
PLANCHE XVII
CYTOLOGIE APICALE DU *D. INTERMEDIA*
AU MOMENT DU PASSAGE A L'ÉTAT INFLORESCENTIEL
(Regaud-Hématoxyline).

FIG. 1 et 2. — *Cytologie de l'apex au début du passage à l'état inflorescentiel.*
Coupe longitudinale voisine de l'axe.

FIG. 1. Dédifférenciation des cellules apicales axiales; *rv*, *rvt*, réseaux vacuolaires fins, fragmentés, parfois en vacuoles (*v*), dans les deux assises tunicales (*ae* et *ase*), légèrement renflées dans la partie sommitale du *corpus* (*cas*). *ch*, chondriosomes fins, conservant en partie des formes allongées; absence de plastés, mais nombreux proplastés (*pro*). Très gros nucléoles.

FIG. 2. — Cellules de la partie basale (*cab*) du *corpus*; réseau vacuolaire *rv* un peu plus grossier. Nombreux proplastés dont certains déjà légèrement renflés en petits plastés.

FIG. 3. — *Cytologie du jeune primordium gemmaire b*; en voie de dédifférenciation avec un schéma de la zonation apicale. Coupe passant par la bractée α . Partie axiale (*ma*) encore pourvue de petits plastés (*pl*) et d'un réseau vacuolaire (*rv*, *rvt*) plus grossier que dans la partie latérale (*ai*). Base du *corpus* (*cab*), encore peu dédifférenciée, mais nucléoles assez gros.



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LES MOUVEMENTS DES PLANTES CARNIVORES

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 13 mai 1963.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

MARC ZAMANSKY.

VU

ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur
de l'Académie de Paris,

JEAN ROCHE.

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 3^e trim. 1963. N° d'ordre : 601.
Masson et C^{ie}, Edit., Paris. Dépôt légal : 3^e trim. 1963. N° d'ordre : 4073.
(*Printed in France.*)